UNIVERSITÉ PARIS V RENÉ DESCARTES

FACULTÉ DE MÉDECINE PARIS-OUEST

N° 15

Année 1973

THÈSE

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(Diplôme d'Etat)

par

Emmanuel HACHE

Né le 29 Décembre 1938 à Paris (6e)

Externe des Hôpitaux de Paris
Interne des Hôpitaux Psychiatriques de la Seine
Attaché-Assistant de Neuro-Anatomie au CHU Pitié-Salpêtrière

Présentée et soutenue publiquement le

LA CORNE D'AMMON

Une vue d'ensemble

Président de Thèse : Monsieur le Doyen GROSSIORD (Professeur)

DACTYLO-SORBONNE
8, rue Casimir Delavigne
PARIS 6e
1973

UNIVERSITÉ PARIS V RENÉ DESCARTES

FACULTÉ DE MÉDECINE PARIS-OUEST

Année 1973 N°

THÈSE

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(Diplôme d'Etat)

par

Emmanuel HACHE

Né le 29 Décembre 1938 à Paris (6e)

Externe des Hôpitaux de Paris
Interne des Hôpitaux Psychiatriques de la Seine
Attaché-Assistant de Neuro-Anatomie au CHU Pitié-Salpêtrière

Présentée et soutenue publiquement le

LA CORNE D'AMMON

Une vue d'ensemble

Président de Thèse : Monsieur le Doyen GROSSIORD (Professeur)

DACTYLO-SORBONNE
8, rue Casimir Delavigne
PARIS 6e
1973

UNIV.
LEIDEN
BIB.

A ma femme bien-aimée

A qui je dois d'avoir
survécu

A Monsieur le Doyen A. GROSSIORD

Professeur à la Faculté de Médecine de Paris

Médecin des Hôpitaux

Chevalier de la Légion d'Honneur

A qui je dois ma formation neurologique

et qui m'a fait l'honneur de présider

cette thèse

A mes Maîtres d'Externat

les Professeurs HUGUIER

LAMY

KOURILSKY

CATHALA

In memoriam

LAFOURCADE

GROSSIORD

HAMBURGER

BOUR

BRICAIRE

A qui je dois ma vocation psychiatrique

Au Médecin-Commandant HANTZ

Chirurgien de l'Hôpital Militaire Francis Picaud

A mes Maîtres d'"Internat" Médical

le Professeur NENNA

chez qui j'ai trouvé l'affectueuse sollicitude, la présence confiante, le savoir disponible aussi classiques que rares et sans lesquels il n'est pas d'élèves

le Docteur CLAISSE

le Docteur GALMICHE

A mes maîtres d'Internat Psychiatrique

le Docteur HENNE

les Docteurs CHANOIT, GARRABE, LEROY

à qui je dois notamment ma reconversion psychiatrique, la découverte de la Psychiatrie institutionnelle, multidisciplinaire et déhiérarchisée

et dont la seule présence fut toujours un enseignement

le Docteur DAUMEZON

témoin à Paris de son temps psychiatrique, à la vaste Ecole de qui j'ai eu l'honneur de participer et dont la présence me fut toujours réconfort dans les multiples épreuves de mon métier

A Mademoiselle le Docteur J. RENAUD

Ex-déléguée dans les fonctions d'Agrégé
en Neuro-Anatomie

A qui je dois d'avoir connu les joies
subtiles de l'Enseignement supérieur

A Monsieur le Professeur C. CABROL

Professeur d'Anatomie au C.H.U. Pitié-Salpêtrière

Dans le service duquel j'apprends le
métier d'Anatomiste

A Monsieur le Professeur FLAVIGNY

Dont la bienveillance lors des réunions de la Commission Paritaire et d'Enseignement de Psychiatrie du CHU Broussais et la permanente écoute des problèmes des psychiatres en formation me fut toujours bénéfique

L A C O R N E D ' A M M O N

UNE VUE D'ENSEMBLE

-:-

"Les hommes sont si nécessairement fous que ce serait être fou par un autre tour de folie de n'être pas fou."

PASCAL (Pensées non classées, I)

"Cette étude (l'Anatomie) est longue, ses éléments sont fastidieux, les objets de ses travaux effrayants ; mais chaque pas que l'on y fait développe un intérêt nouveau, agrandit le cercle des idées, ajoute au plaisir de se sentir vivre, et personne sans doute ne contempla jamais sans émotion, l'organe qui palpite en son sein, ou celui qui nourrit sa pensée."

Marc-Antoine PETIT

Discours d'ouverture des Cours d'Anatomie et de Chirurgie de l'Hôtel-Dieu de Lyon, le 5.12.1795

"Ici, dans deux pauvres poignées de main de tissu vivant, nous trouvons une complexité ordonnée suffisante pour emmagasiner et préserver les souvenirs d'une vie faite de la plus riche expérience humaine...
... Plus mystérieux encore, nous trouvons dans ce petit échantillon de l'univers matériel l'organe (d'une certaine façon) de notre propre conscience, y compris notre conscience de cet univers, et ainsi du cerveau lui-même."

D. MAC KAY (1967)

PLAN D'ENSEMBLE

INTRODUCTION.

I . PHYLOGENESE

II . ONTOGENESE

III. ANATOMIE MACROSCOPIQUE
  1. Limbe hippocampique
  2. Projections corticale et crânienne de l'Hippocampe

IV . HISTOGENESE

V . ANATOMIE MICROSCOPIQUE
  1. Introduction
  2. Histologie : description de Ramon Y CAJAL
  3. Acquisitions plus récentes ; Systématisation architectonique.

VI . CONNEXIONS DE LA CORNE D'AMMON.
  1. Afférences
  2. Efférences

VII. VASCULARISATION

VIII. PHYSIOLOGIE NORMALE ET PATHOLOGIQUE

IX . VUE D'ENSEMBLE à la lumière des ACQUISITIONS RECENTES

1. Survol descriptif
   Etudes autoradiographiques
   ontogénétiques
   Ultra-Microscopie
   Histochimie

2. Fonction
   Hippocampe et comportement
   Hippocampe et mémoire
   Hippocampe et vigilance

X . CONCLUSIONS

I N T R O D U C T I O N

En avril 1953 à l'occasion de l'anniversaire de la naissance de Shakespeare, Paul D. MAC LEAN, Directeur du Département d'étude de l'Intégration Limbique et du Comportement à l'Institut National de la Santé Mentale de Bethesda, dans le Maryland, disait, devant une société savante, de façon métaphorique, et en référence au mystère entourant le "grand Will" :

"Dans le cerveau, les auteurs de fonctions - les structures elles-mêmes - sont aisément identifiées. Mais qu'est-ce que ces auteurs écrivent ? Voilà la question. Ceci n'est pas mieux illustré que par notre carence de savoir au sujet des fonctions de diverses parties du Système Limbique, notamment cet auteur de taille connu sous le nom soit d'Hippocampe, soit de Corne d'AMMON".

Quinze ans plus tard dans une introduction à la traduction anglaise de l'important travail histologique de RAMON Y CAJAL sur la Corne d'AMMON, Paul D. MAC LEAN précisait que nos connaissances n'avaient guère progressé.

C'est ce hiatus entre la connaissance précise de cette structure et son rôle dans l'ensemble du Système Limbique et de l'encéphale qui sera en permanence présent dans ce travail.

I. PHYLOGENESE

La phylogénèse de la corne d'AMMON ne peut être étudiée indépendamment de celle du Rhinencéphale, dont les diverses étapes peuvent succinctement être ainsi résumées :

- A partir de la Vésicule Télencéphalique des embryons des Vertébrés, impaire comme l'Archencéphale d'Amphioxus, se développe sous l'effet de la neurobiotaxie décrite par A. KAPPERS, en regard des placodes olfactives des pédoncules olfactifs qui entraîneront l'apparition, à leur tour, des deux vésicules télencéphaliques, futurs hémisphères cérébraux.

- Chez les Poissons, l'ensemble du revêtement de ces vésicules (pallium) est rhinencéphalique : archipallial en dedans, paléo-pallial en dehors.

- Chez les Dipnoïs et les Batraciens, le "novopallium" fait son apparition entre archipallium en dedans, paléo-pallium en dehors.

- Chez les Reptiles, l'archipallium se distingue en une aire hippocampique, à la face interne de l'hémisphère et une aire para-hippocampique la prolongeant sur la face latérale de l'hémisphère.

On retrouve déjà dans l'aire hippocampique une partie latérale où prédominent de grandes cellules pyramidales, qui serait l'équivalent de la corne d'AMMON,
et une partie médiane où prédominent les petites cellules granuleuses, qui serait l'équivalent du Gyrus Dentatus.

- Chez les Mammifères, le développement du novopallium devient prépondérant.

1) Chez les non-placentaires, le novopallium déborde la partie dorsale des hémisphères, repousse l'archipallium en dedans et le paléo-pallium en dehors. L'archipallium revêt alors la forme d'un limbe hippocampique, autour du hile hémisphérique, limbe pleinement développé.

2) Chez les Placentaires, le développement novopallial considérable, dans une cavité close, écrase l'archipallium contre la face dorsale du Corps calleux, la grande commissure interhémisphérique caractéristique de ce groupe et provoque le refoulement en bas, puis en dedans du paléo-pallium.
De plus, le limbe hippocampique est très altéré par la progression antéro-postérieure du Corps calleux, surtout dans sa région dorsale et rostrale.
Suivant le développement du limbe hippocampique, on peut réaliser une véritable classification "rhinencéphalique" des mammifères et distinguer

- de véritables "hypermacrosmatiques" comme les Monotrèmes et les Marsupiaux

- des "macrosmatiques" comme les Carnivores et les Ongulés

- des "microsmatiques" comme les Primates et plus particulièrement l'homme,

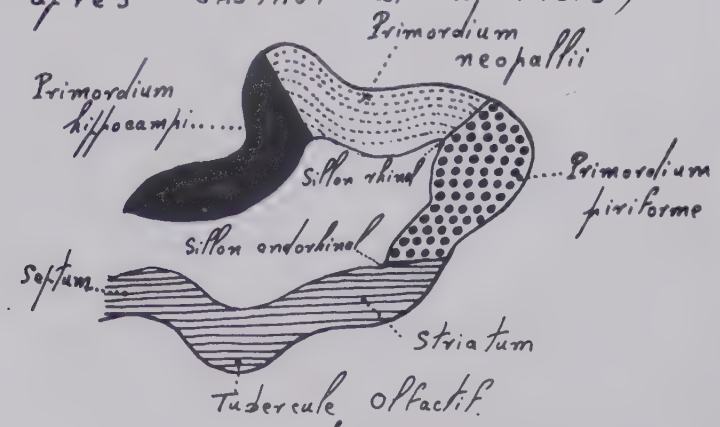
- enfin des "anosmatiques" comme les Delphinidés, chez lesquels la fonction olfactive et les formations anatomiques qui lui servent de substratum ont disparu, alors que persistent la formation hippocampique avec son fornix,
le complexe nucléaire amygdalien avec sa strie terminale et le Cortex entorhinal.

PHYLOGÉNÈSE

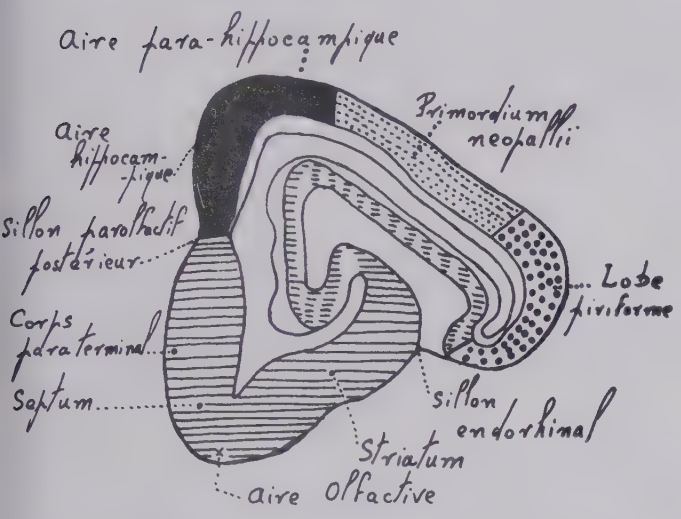
Fig. 1.

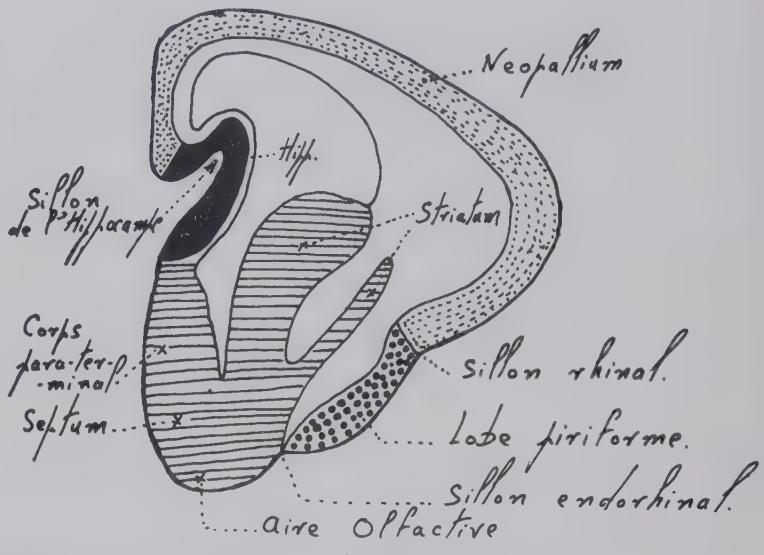
(d'après GASTAUT et LAMMERS)

POISSONS



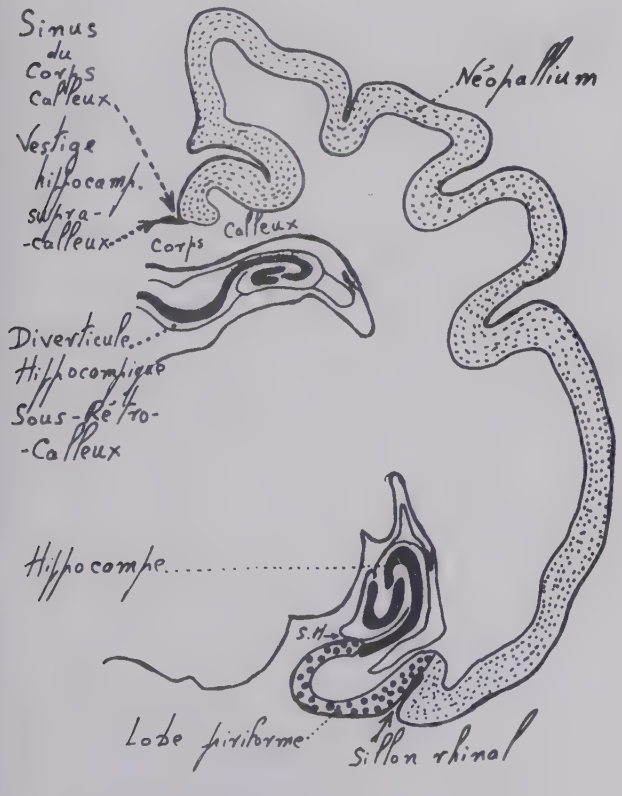
DIPNOÏS et BATRACIENS





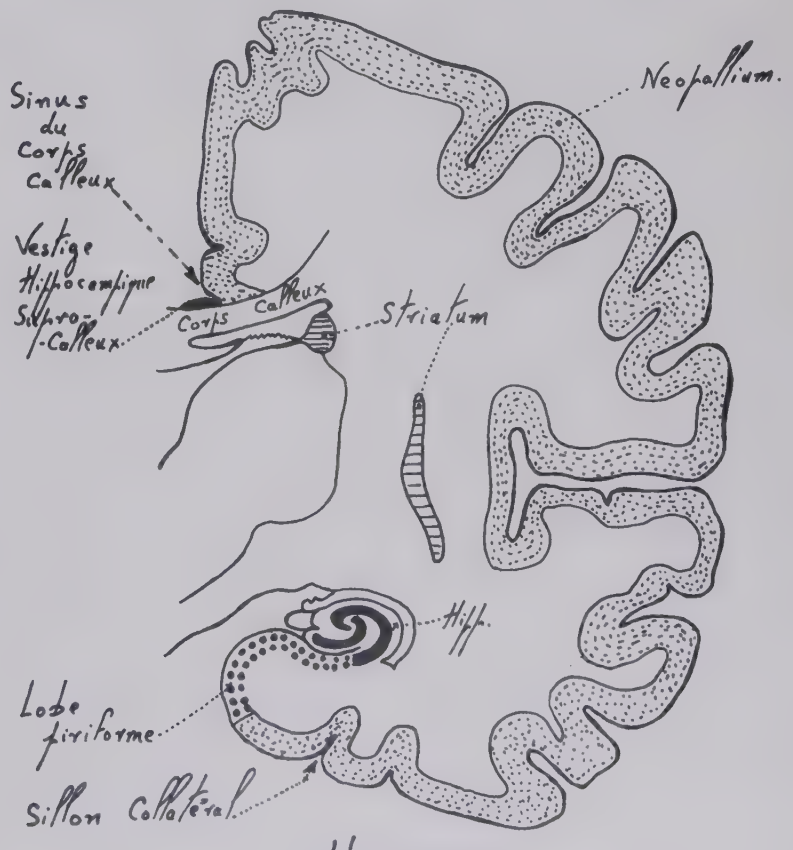
REPTILES

MONOTRÈMES et MARSUPIAUX



CHAT

S. H = Sillon de l'Hippocampe.



HOMME

II. ONTOGENESE

A. Au tout début,
les deux vésiculisations, olfactives et télencéphaliques, semblent se faire simultanément, sous une influence commune, comme semblent le montrer les "arhinencéphalies" décrites par Hans KUNDRAT en 1882,

l' "holotélencéphalie" de YAKOVLEV décrite en 1959

et la "synraphie des fissures télencéphaliques décrite en 1947 par GASTAUT et WULF.

B. Jusqu'au milieu du 3e mois,
la structure du télencéphale reste très simple et rappelle celle observée chez les Mammifères non-placentaires, qu'on pourrait qualifier d' "hypermacrosmatiques".
L'aire hippocampique est fort étendue occupant tout le gyrus arcuatus en dedans de la Fissura arcuata à la face interne de l'hémisphère.

C. Pendant le 3e et le 4e mois de la vie intra-utérine, le cerveau humain va ressembler étrangement à celui d'un Mammifère Placentaire Macrosmatique. Le rhinencéphale commence à être envahi par la Commissure Calleuse et subit une différenciation régionale.

L'aire hippocampique, limitée par un sillon de l'hippocampe bien dessiné, comprend deux régions concentriques :

une latérale périphérique : l'hippocampe vrai

une médiane ou centrale : le gyrus dentatus
et le primordium hippocampi

D. A partir de la fin du 4e mois intra-utérin jusqu'à la naissance, le rhinencéphale subit une importante régression qui lui donne les caractères propres au rhinencéphale des Mammifères microsmatiques :

régression relative dûe à l'accroissement considérable du novopallium

régression réelle, véritable involution,

des régions antérieure et moyenne du limbe hippocampique, dont il ne restera bientôt plus que les vestiges pré- et supra-commissuraux difficilement reconnaissables.

A la régression relative des différents éléments constitutifs du lobe olfactif antérieur (olfaction proprement dite) s'oppose un développement proportionnel à la croissance du novopallium environnant du lobe olfactif postérieur dit aussi piriforme, de la partie ventro-caudale et rétro-commissurale du limbe hippocampique.

Il faut terminer en remarquant combien l'ontogénie de l'espèce la plus évoluée reproduit dans chacun de ses détails l'histoire de la phylogénie.

Ainsi le rhinencéphale humain passe, au cours de son développement intra-utérin, par des stades très voisins de ceux de

l'évolution phylogénique, depuis elle des Invertébrés jusqu'à celle des Mammifères microsmatiques.

Les données de la phylogénie et celles de l'ontogénie s'accordent pour démontrer que l'olfaction est loin de représenter la fonction principale du Rhinencéphale, et ROSE a pu démontrer en 1935 qu'il existe un rapport inverse entre le développement du bulbe et du pédoncule olfactif qui témoigne du développement de l'olfaction et celui du système hippocampo-mamillo-thalamo-cingulaire, concluant ainsi que les formations hippocampiques atteignent leur plus grand développement chez l'Homme dont l'olfaction est cependant peu développée.

Il faut donc admettre qu'une grande partie du Rhinencéphale basal (notamment le lobe piriforme et l'amygdale) et la totalité du Rhinencéphale limbique ont des fonctions extra-olfactives très importantes et d'autant plus complexes que l'espèce envisagée est plus haut située dans le règne animal.

III. ANATOMIE MACROSCOPIQUE

Plan de ce chapitre

A. Le limbe Hippocampique
   I . La Portion Rétro-commissurale
      1. Face ventriculaire
      2. Face extra-ventriculaire
         a) Subiculum et son prolongement postérieur
         b) Gyrus Dentatus et son prolongement postérieur
   II . La Portion supra-commissurale
   III. La partie pré-commissurale

B. Le limbe Médullaire
   I . La Fimbria
   II . Le Fornix

C. Le limbe choroïdien

En conclusion :

D. Projection corticale et crânienne de l'Hippocampe.

La Corne d'AMMON constitue la région intra-ventriculaire de la portion rétro-commissurale du limbe Hippocampique que nous décrirons dans sa totalité,
i.e. les parties rétro-,
supra-,
et pré-commissurale
afin de montrer la continuité anatomique de ces structures, reflet de leur unité embryologique et phylogénique, et ce qu'il y a d'artificiel à vouloir isoler une structure, certes apparemment indépendante lors de l'examen macroscopique, mais que les multiples recherches qui ont succédé à l'ère du seul exemen macroscopique, ont montré reliée à des structures de taille beaucoup plus minime et de situation bien plus cachée.

A. Le limbe Hippocampique correspondant à ce que ZUCKERMANDL avait dénommé arc marginal moyen.

I. La Portion rétro-commisurale du Limbe Hippocampique (Limbus Hippocampi) est quelquefois appelée "formation Hippocampique" (Formatio hippocampi).

1) Pour prendre connaissance de sa face ventriculaire, il faut ouvrir la corne sphénoïdale du ventricule latéral (Cornu inferius ventriculi lateralis) dont elle constitue la paroi inféro-interne. Sous la poussée du sillon hippocampique et de ses incisures, elle fait une saillie qui épouse la forme recourbée de la corne ventriculaire et présente un aspect régulièrement mamelonné. Vue de l'extérieur, cette face ventriculaire véritable plancher de la Corne Temporale du ventricule latéral,

en dedans de l'inconstante éminence,collatérale, expression ventriculaire du 4e sillon temporal qui sépare 4e et 5e circonvolutions temporales, se présente comme un bourrelet blanc, en forme de croissant, concave en dedans, et plus large en avant qu'en arrière.

Son extrémité antérieure renflée, la tête se confond en dehors de l'uncus avec la substance blanche du lobe temporal.

Son extrémité postérieure, appelée queue, unie au Corps Bordant, se continue avec le pilier postérieur du trigone.

Son bord externe, convexe et festonné est parfois longé par la saillie de l'éminence collatérale. Ce sont les incisures de ce bord festonné séparant 3 ou 4 bosselures qui lui ont valu le nom de Corne d'AMMON, par sa ressemblance avec une corne de bélier, attribut et représentation du dieu égyptien.

Son bord interne, concave, est uni au Corps Bordant ou Fimbria et au Corps Godronné ou Gyrus Dentatus en bas.

C'est l'aspect en coupe vertico-transversale de cette saillie intra-ventriculaire du limbe hippocampique qui en évoquant l'aspect d'un cheval marin lui a aussi valu le nom d'Hippocampe (Hippocampus) ou pied de l'Hippocampe (pes hippocampi) ou encore la spécification d'Hippocampe vrai ou propre (Hippocampus verus sive proper).

C'est l'opposition de cet Hippocampe au faisceau de fibres qui borde ce gyrus ou Fimbria hippocampi qui lui a valu le

le nom restrictif de pied de l'Hippocampe.

La Fimbria, comme nous le verrons lors de l'étude histologique "jette" sur l'Hippocampe un fin manteau de substance blanche, l'Alveus, lui-même revêtu par la toile épendymaire du ventricule.

2. La face extra-ventriculaire de la partie rétro-commisurale du limbe hippocampique n'est pas directement visible sur la face interne d'un cerveau non préparé.

Pour l'apercevoir il faut écarter l'une de l'autre la région présubiculaire du gyrus parahippocampi et la Fimbria qui viennent presque se toucher par-dessus le sillon de l'Hippocampe. En faisant "bailler" ce sillon, on peut constater :

a) que sa lèvre inférieure, continuation directe de la région présubiculaire, constitue une véritable circonvolution située sous l'hippocampe à qui elle sert de marchepied (d'où son nom de subiculum hippocampi, de subices = marchepied des Dieux).

b) que sa lèvre supérieure constitue une circonvolution indépendante, à laquelle des incisures régulièrement disposées ont valu le nom de Gyrus Dentatus ou circonvolution godronnée ou bien corps godronné ; ces incisures, en effet, provoquent l'apparition d'une succession de petites saillies de forme ovoïde, telles que celles qui ornent parfois les bords des pièces de vaisselle d'argent.

a) le subiculum hippocampi se continue en haut et en arrière, sous le bourrelet du corps calleux (splenium corporis callosi), avec deux ou trois petites saillies appelées circonvolutions rétrospléniales de ZUCKERKANDL ou circonvolutions d'ANDRE RETZIUS (Gyri Andrea RETZII).

b) Le gyrus Dentatus se continue de même, en haut et en arrière, avec l'Indusium Griseum qu'il vient rejoindre pardessus le splenium corporis callosi ;
en bas et en avant, il se continue avec la bandelette de GIACOMINI (Taenia GIACOMINI) qui croise la face libre de l'uncus pour venir se perdre au voisinage de l'espace perforé antérieur ; là, mais c'est discuté, elle se poursuivrait avec le gyrus diagonalis recouvrant la bandelette diagonale de BROCA.

Le Gyrus Dentatus ne vient pas jusqu'au contact de la Fimbria. Il existe entre les deux une mince bande d'archipallium qui est séparée du Gyrus Dentatus par le sillon fimbriodentatique primaire et de la Fimbria par le sillon fimbriodentatique secondaire ;

Elle constitue le gyrus intralimbicus près de l'uncus et le gyrus fasciolaris, près du splenium du corps calleux. Le Gyrus Fasciolaris ou Fasciola Cinerea reste accolé au Gyrus Dentatus dans son trajet rétro-splénial pour former avec lui le gyrus subsplenialis et rejoindre l'Indusium griseum.

II. La Portion Supra-commissurale du limbe Hippocampique est réduite à l'état vestigial d'une mince pellicule grise recouvrant la moitié correspondante de la face dorsale du corps cal-

leux, entre la ligne médiane et le fond du sinus du corps calleux. C'est le gyrus supracallosus ou Indusium griseum, sur lequel on distingue deux formations en relief :
les stries longitudinales médiane et latérale (stria longitudinalis medialis, ou stria lancisii, ou taenia libera
et Stria longitudinalis lateralis ou Taenia tecta)
Pour certains auteurs les stries longitudinales médiane et latérale continuent respectivement le gyrus dentatus (associé au gyrus fasciolaris) et l'hippocampus proper, mais MACCHI (1951) n'est pas de cet avis.

III. La Portion pré-commissurale du limbe Hippocampique est également vestigielle et très difficile à délimiter chez l'adulte.

En effet, si chez l'embryon, des fissures aisément repérables permettent de reconstituer la partie antérieure du limbe hippocampique, chez l'adulte, du seul point de vue morphologique les uns la situe dans l'aire parolfactive,
d'autres dans le gyrus subcallosus ;
du point de vue architectonique, il semble, en fait, que ces vestiges hippocampiques antérieurs soient représentés par une bande d'allocortex bistratifié faisant communiquer l'Indusium griseum avec le gyrus olfactorius medialis (ou circonvolution olfactive médiane, née du Pédoncule olfactif et se dirigeant vers la partie antérieure du lobe limbique médialement) dans le fond même du sillon parolfactif postérieur, constituant peut-être ce que certains dénomment les pédoncules du corps calleux.

B. Le limbe médullaire (Limbus medullaris ou limbus fornicatus), correspondant à ce que ZUCKERKANDL avait dénommé arc marginal interne est constitué par un épais faisceau de fibres qui suit

le même trajet semi-circulaire que le limbe hippocampique. Il est constitué de deux parties :

- en bas et en arrière, la Fimbria
- dans ses deux-tiers moyen et antérieur, le Fornix.

I. La Fimbria (qui signifie bordure d'un vêtement en latin) Hippocampi est un cordon de fibres provenant en grande partie de l'alveus. Elle occupe l'extrémité dorsale de la Corne d'AMMON et demeure séparée du Gyrus Dentatus par le Gyrus Fasciolaris compris entre les deux sillons fimbrio-dentatiques secondaire et primaire. Le sommet libre de la Fimbria se retourne comme une volute et sert de point de réflexion à la toile épendymaire, qui abandonne à ce niveau la paroi inféro-interne de la Corne sphénoïdale du ventricule latéral, pour aller rejoindre sa paroi supéro-externe, après avoir enveloppé le plexus choroïde.

II. Le Fornix (qui signifie cintre ou arche en latin) n'est autre chose que la continuation directe de la Fimbria. Lorsqu'il quitte cette dernière, il porte le nom de Crus fornicis et passe au-dessous du splenium corporis callosi auquel il adhère et se sépare ainsi du limbe hippocampique qui passe au-dessus de cette commissure.

Il continue ensuite son trajet sous le tronc du corps calleux et se rapproche de la ligne médiane pour venir s'accoler à son homologue et former avec lui le Corpus fornicis.

(Lame de substance blanche que sa forme triangulaire fait quelquefois appeler trigone).

Au sommet du trigone, chaque fornix se sépare à nouveau de son homologue et prend le nom de columna fornicis ; il se dirige en bas et en arrière pour passer devant le trou de MONRO (Foramen MONROI ou Foramen interventriculare) et derrière la Commissure antérieure (Commisura anterior) avant de s'enfoncer dans la paroi latérale du IIIe ventricule. Les deux columnae fornicis conservent la même incurvation que, le corps calleux, mais avec un rayon plus petit ; c'est pourquoi elles se détachent progressivement du genou (genu) et du bec du corps calleux (Rostrum corporis callosi) pour libérer l'espace triangulaire occupé par le septum pellucidum.

En arrière du Corpus Fornicis, les deux crus sont reliés entre eux, sur un demi-centimètre environ, par une mince lame de substance blanche dont la face supérieure adhère à la face inférieure du splenium corporis callosi ; c'est la commissure Fornicienne ou commissure hippocampique, dite encore Fornix transverse ou Lyre de DAVID (commissura hippocampi sive psalterium) constituée de fibres inter-ammoniennes.

C. Le limbe choroïde (Limbus chorioïdeus) est constitué par le Plexus choroïde du ventricule latéral qui suit fidèlement le bord libre de la Fimbria, puis du Fornix, depuis l'extrémité de la corne sphénoïdale jusqu'au trou de MONRO, ce qui lui a valu le nom de taenia fornicis.

Au total :

1) L'hippocampe vrai ou circonvolution de l'Hippocampe (Hippocampus proper, gyrus hippocampi) est représenté par la seule corne d'AMMON (Cornu Ammonis).

2) La formation hippocampique (Formatio hippocampi) représente l'ensemble de la partie rétro-commissurale du limbe hippocampique, c'est-à-dire :

- l'hippocampus
- le gyrus Dentatus
- le gyrus intra-limbicus,
- le gyrus Fasciolaris
- enfin le Subiculum hippocampi

3) Le limbe hippocampique désigne l'ensemble des 3 parties pré-commissurale, supra- et rétro commissurale de l'archipallium, qu'il ne faut pas confondre avec le grand lobe limbique de BROCA qui lui est concentrique et périphérique, le système limbique désignant l'ensemble du Rhinencéphale, c'est-à-dire :

- le grand lobe limbique de BROCA
- le limbe hippocampique
- le lobe olfactif

4) La circonvolution parahippocampique (gyrus parahippocampi) correspond, elle, au lobe piriforme des macrosmatiques et doit être soigneusement distinguée de l'Hippocampus proper ou gyrus hippocampi.

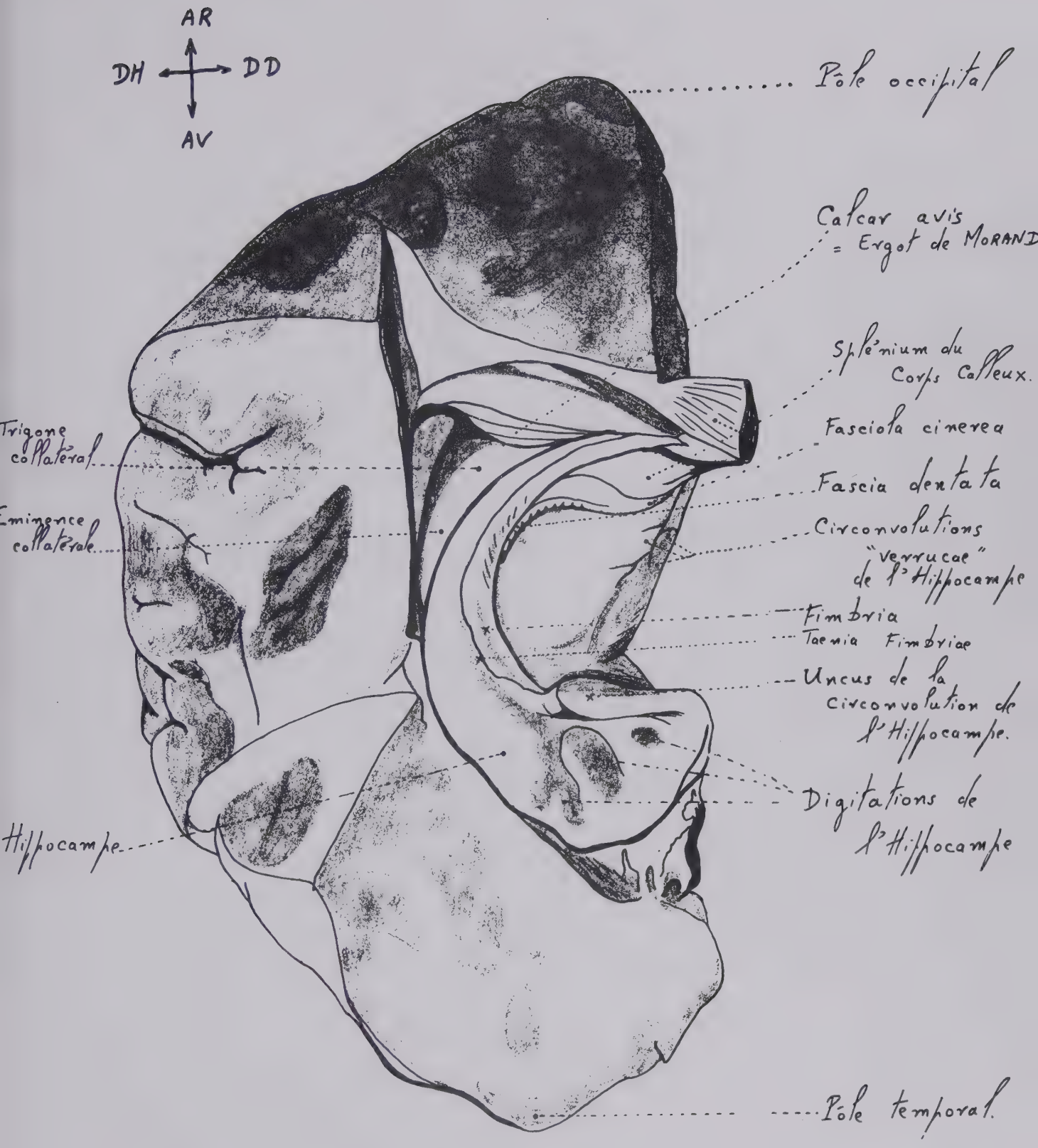
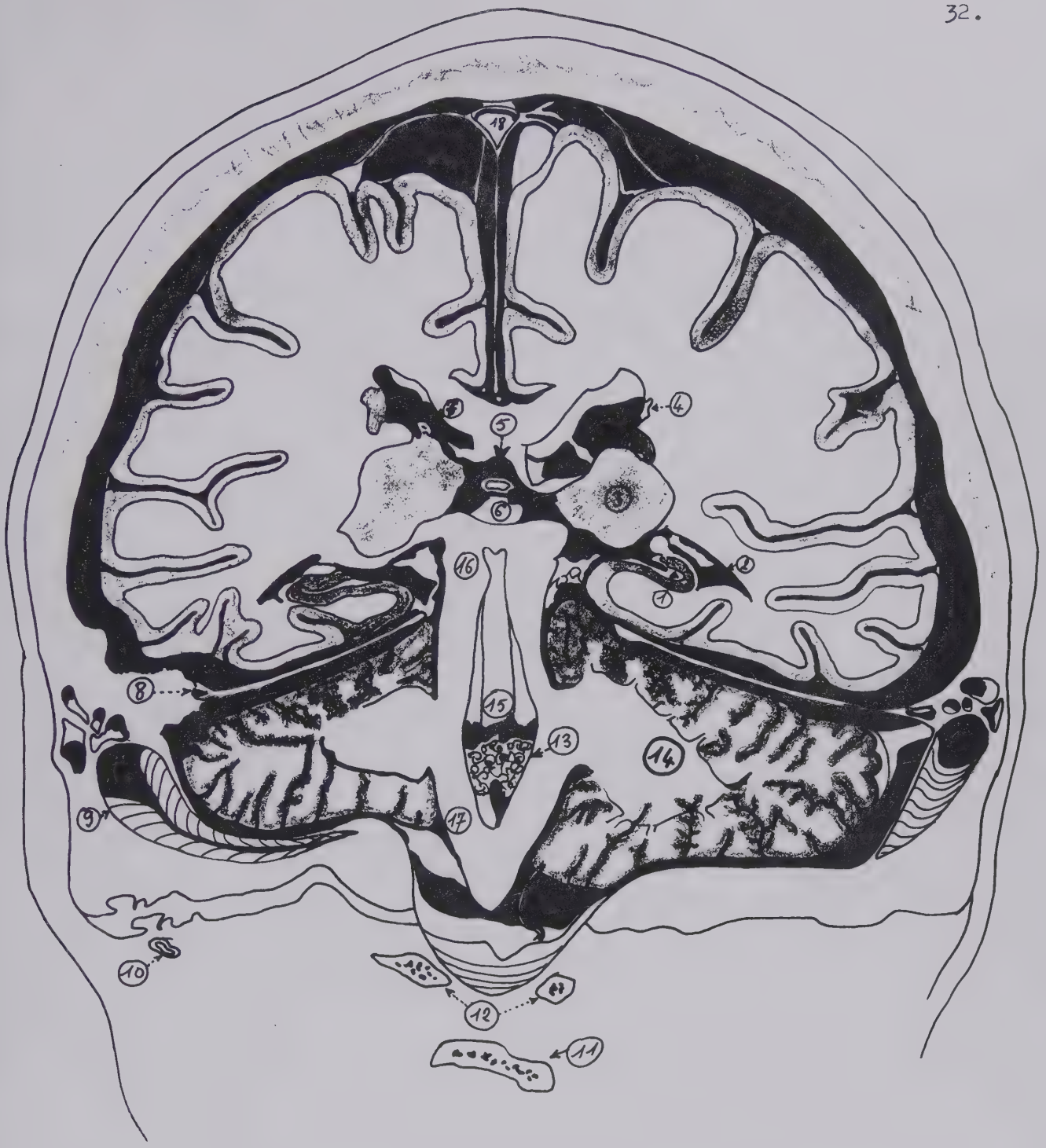


Fig. 2 - Vue inférieure d'une dissection du Lobe Temporal mettant en évidence la corne d'Ammon, le Gyrus Dentatus et la Fimbria

(d'après LÁSZLÓ KOMÁROMY)

LEGENDE Figure 3

1 - Hippocampe
2 - Corne Temporale du Ventricule Latéral
3 - Pulvinar
4 - Queue du Noyau caudé
5 - Veine de Galien
6 - Epiphyse
7 - Ventricule latéral et Plexus choroïde
8 - Tente du cervelet
9 - Sinus latéral
10 - Artère occipitale
11 - Apophyse épineuse de l'Axis
12 - Arc postérieur de l'atlas
13 - Plexus choroïde du IVe ventricule
14 - Cervelet
15 - IVe ventricule (faîte)
16 - Jonction Tegmentum-Tectum du Mésencéphale
17 - Pédoncule cérébelleux inférieur droit
18 - Sinus longitudinal supérieur



COUPE FRONTALE du CRÂNE
passant par le CERVELET
destinée à montrer la situation de la
Corne d'AMMON sur une Vue Globale.

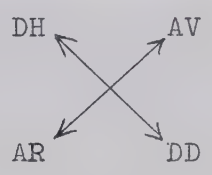
Fig. 3.

LEGENDE Figure 4

1 - Corne d'Ammon
2 - Fimbria
3 - Plexus choroïde de la corne temporale du ventricule latéral
4 - Alveus
5 - Noyau caudé
6 - Noyau lenticulaire
7 - Capsule interne
8 - Thalamus
8' - IIIe ventricule
8" - Adhesio interthalamica
9 - Noyau rouge
10 - Locus Niger
11 - Pied du Mésencéphale
12 - Tente du cervelet
13 - Nerf pathétique
14 - Artère cérébrale postérieure
15 - Conduit auditif interne
16 - Artère vertébrale
17 - Olive bulbaire
18 - Trou déchiré postérieur avec les IX, X et XIe nerfs craniens
19 - Golfe de la veine jugulaire interne
20 - Canal condylien antérieur avec le XIIe nerf cranien
21 - Atlas
22 - Muscles styliens
23 - Apophyse styloïde
24 - Glande parotide
25 - Cartilage du conduit auditif externe
26 - Conduit auditif externe
27 - Tympan et Manche du Marteau
28 - Articulation incudo-stapédienne
29 - Articulation incudo-malléaire
30 - Etrier
31 - Tegmen Tympani
32 - Nerf facial
33 - Cochlée

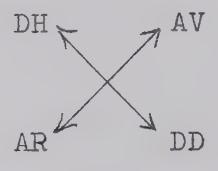
Fig. 4 - COUPE VERTICO-FRONTALE D'UNE OREILLE DROITE PASSANT PAR LES DEUX CONDUITS AUDITIFS (segment antérieur de la coupe) destinée à montrer les rapports distaux de la corne d'AMMON

P L A N C H E I



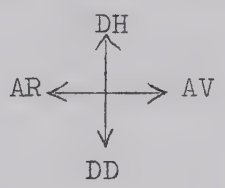
Vue supérieure du Trigone et de la Corne d'Ammon.

Le gyrus para-hippocampi (g.p. est visible en dedans de la Fimbria)



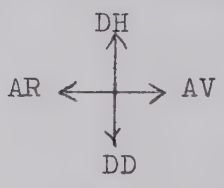
Même préparation à un plus fort grossissement.

Le prolongement antérieur de la corne temporale qui vient coiffer l'extrémité antérieure de la corne d'Ammon est bien visible. Il la sépare du Noyau Amygdalien.

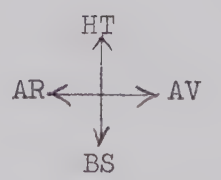


Le corps calleux est en place.

Le Taenia Fimbriae (T.F.) est particulièrement bien visible.

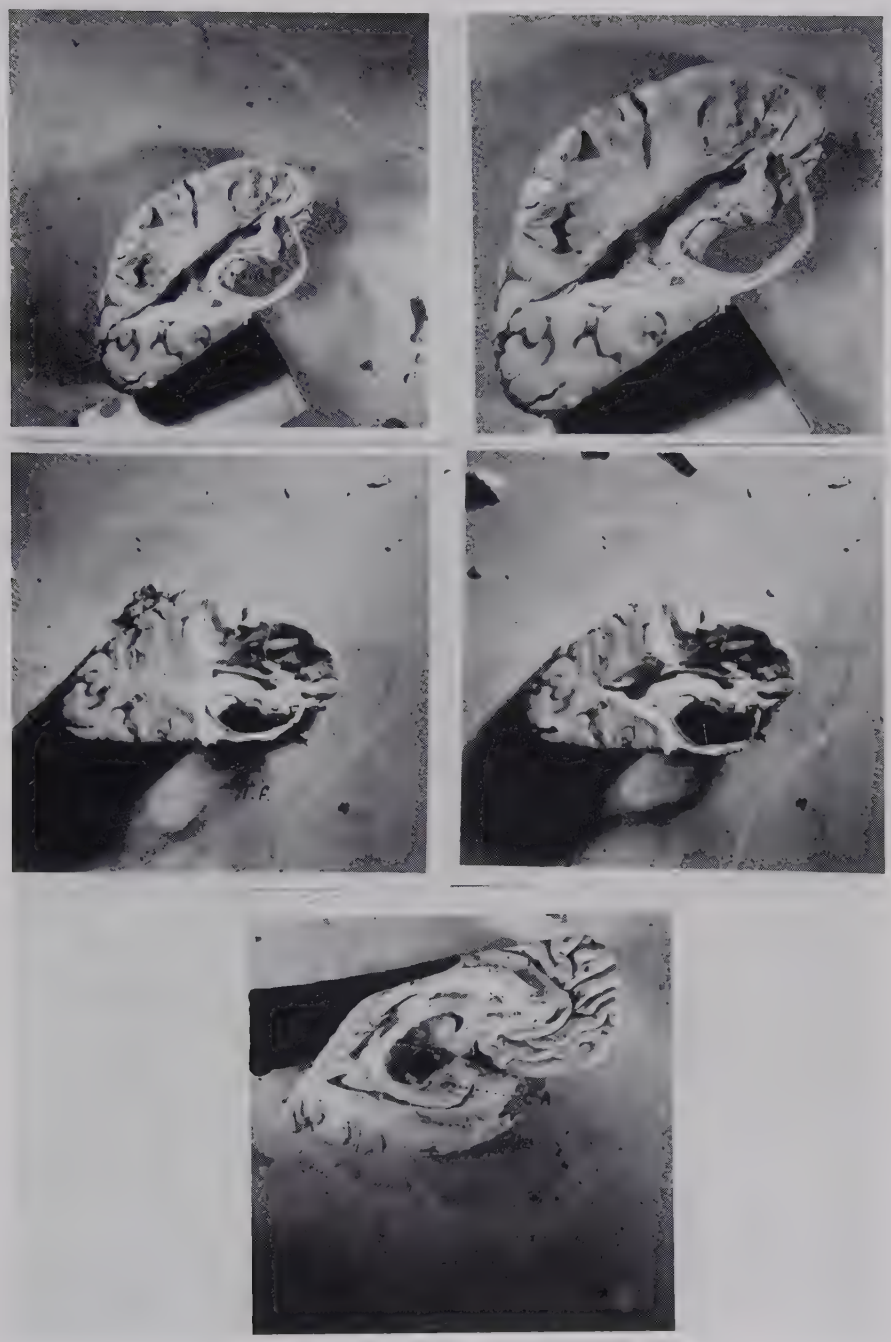


Le corps calleux est réséqué en coin de façon à montrer le carrefour ventriculaire

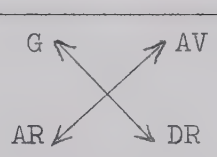


Résection des parois internes du ventricule latéral gauche montrant ses parois externes et inférieures.

La corne d'Ammon, surtout, est bien visible, avec ses digitations (C.A.)

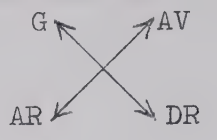


P L A N C H E II



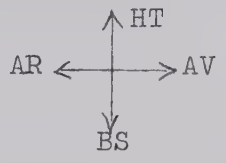
Vue de trois quarts AR et en plongée d'un hémisphère cérébral droit dont les lobes fronto-pariétaux ont été sectionnés suivant une horizontale sous-calleuse (corps du corps calleux)

Le carrefour ventriculaire (CF) la corne occipitale avec le calcar avis (c.a.), la corne temporale sont visibles. Le plexus choroïde et son glomus (G) sont en place.



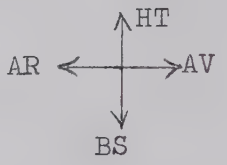
Même préparation que précédemment, vue sous la même incidence, le plexus choroïde ayant été retiré.

- La partie supérieure des gyri insulaires a été réséquée (I)
- A noter la Fente de Bichat (F.B.)

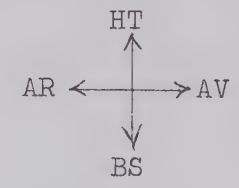


Face interne d'un hémisphère cérébral gauche dont le "hile" a été réséqué.
Dissection du pilier antérieur du Trigone fixé ultérieurement dans sa position anatomique par des épingles

U = Uncus
F = Fimbria
S = Splenium du corps calleux



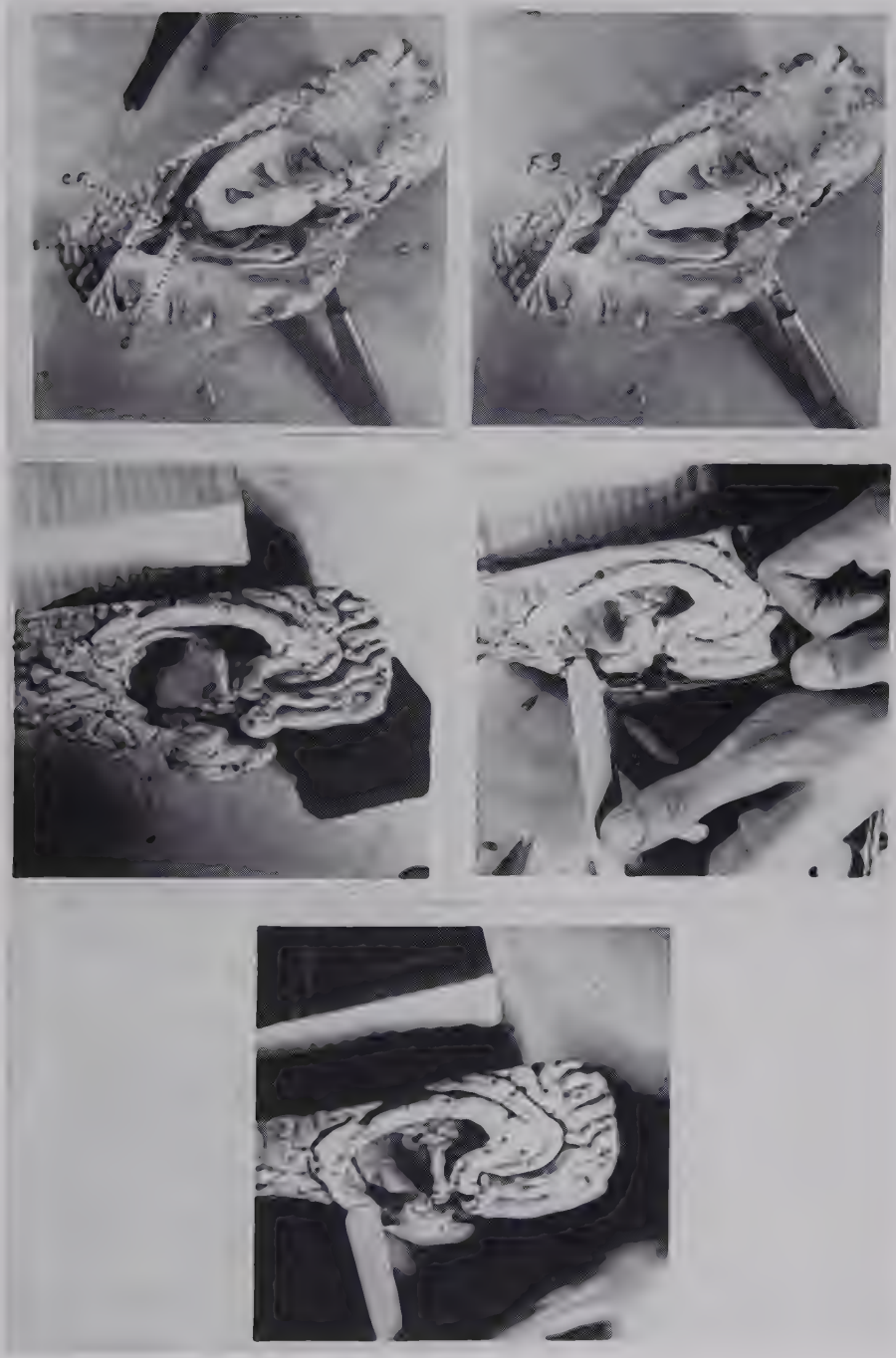
Même préparation où la face supérieure de T_5 est abaissée afin de montrer le gyrus Dentatus précédemment dissimulé (⇒)



Même préparation.

Le trait noir souligne la scissure calloso-marginale, puis l'extrémité inférieure de la scissure perpendiculaire interne qui délimitent en HT et en AR le grand lobe limbique de Broca.

x = Gyrus Fornicatus



D. Projections corticale et cranienne de l'Hippocampe.

Dans le système proportionnel normalisé mis au point par TALAIRACH et ses collaborateurs, la corne d'AMMON se projette, de profil, suivant une ligne oblique en bas et en avant faisant avec la ligne référentielle CA - CP (i.e passant par la commissure blanche antérieure et la commissure blanche postérieure) un angle d'environ 30° et dans la région sous-jacente à cette ligne de base CA - CP pour sa presque totalité.

Cette région est divisée en rectangles

- de 25 mm de long et 10 mm de haut, pour les rectangles sous-jacents à la distance CA - CP
- de 17 mm de long sur 10 mm de haut, pour les rectangles situés juste en arrière de la verticale passant par la commissure blanche postérieure (VCP).

La projection ammonienne intéresse la partie postérieure du premier rectangle sous-jacent à CA - CP,

puis la partie moyenne du rectangle sous-jacent au précédent

enfin la partie antéro-supérieure du rectangle situé sous la ligne CA - CP, mais en arrière de la verticale VCP.

Dans le plan frontal, le quadrillage normalisé comprend des rectangles de 17 mm de long et de 10 mm de haut, tracés à partir de la même ligne horizontale référentielle CA - CP et de la ligne médiane.

Au niveau de la commissure blanche postérieure, la corne d'Ammon se projette dans la partie médiane du deuxième rectangle en dehors de la ligne médiane,

c'est-à-dire le troisième en dedans de la face externe.

Les importantes variations des rapports cranio-encéphaliques ont posé aux anatomistes et aux chirurgiens un problème qui ne fut résolu que récemment.

En effet, au début du siècle, on s'acharna à construire diverses lignes repères, dont la plus connue est la ligne naso-lambdoïdienne de Poirier, destinée à objectiver sur la paroi cranienne la direction de la scissure de Sylvius. POIRIER disait alors en 1901 : "La topographie cérébrale de craniologique est devenue céphalométrique" (dans son traité d'Anatomie humaine, Tome III).

Il a fallu attendre les recherches stéréotaxiques de TALAIRACH et ses collaborateurs pour qu'au repère encéphalique CA - CP soit associée une ligne cranienne, à savoir celle tirée de la partie inférieure de l'encoche osseuse du sinus latéral dans sa partie juxta-médiane au limbe sphénoïdal (ligne S.L.S.).

Ces deux lignes sont parallèles ou leur angle est très faible ; leur distance moyenne est de 23 mm.

On peut ainsi en repérant de façon angioradiographique la ligne S.L.S., extrapoler à la ligne CA - CP, puis repérer de façon stéréotaxique la corne d'AMMON.

-:-

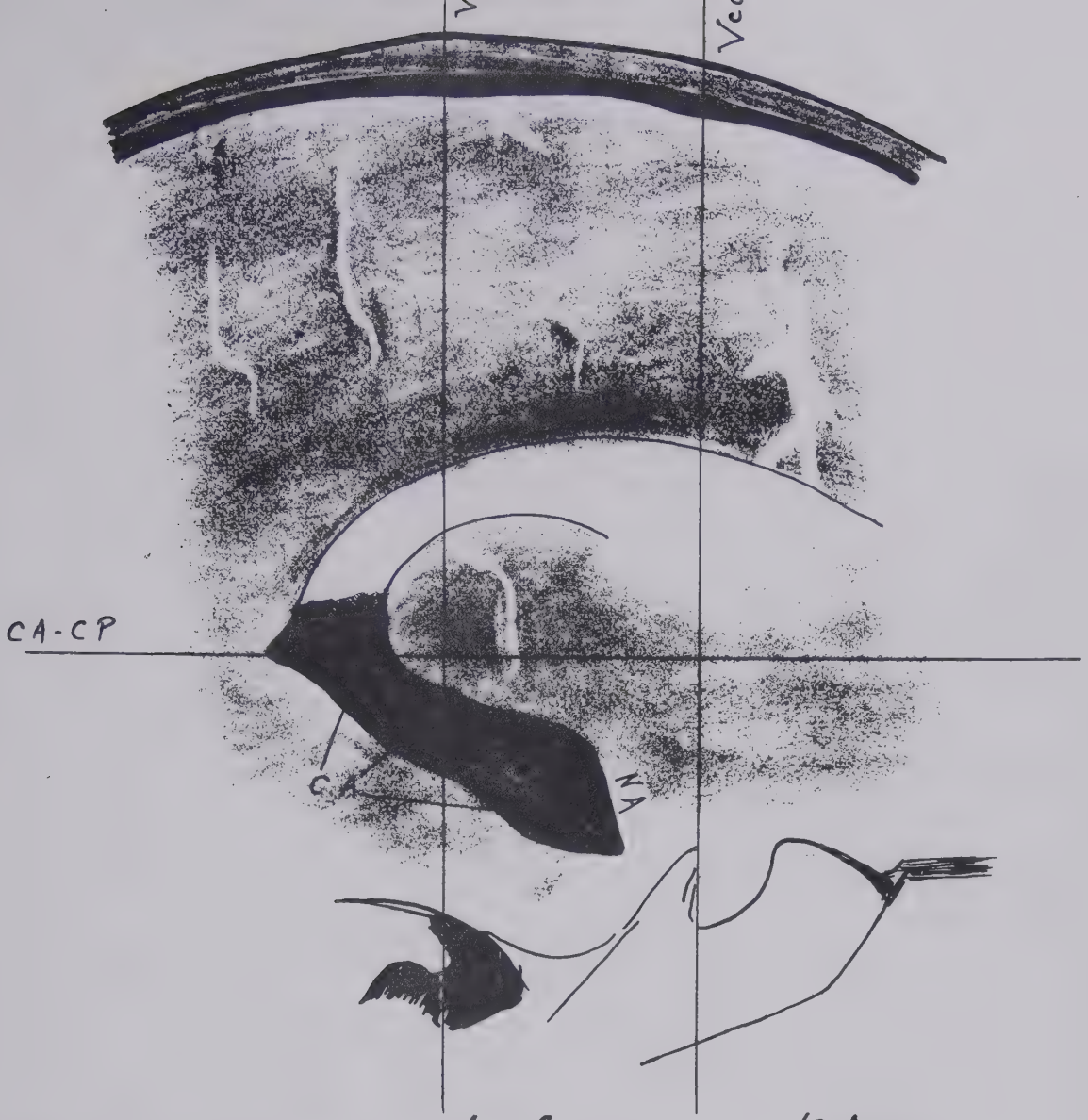


Fig. 5. Repérage de la Corne d'AMMON par la Technique Stéréotaxique.

Injection lipiodolée de la Corne Temporale de profil.

A-CP = Ligne de base passant par le bord supérieur de la Commissure Ant. et le bord inférieur de la Commissure Post.

CA = Verticale passant par le bord postérieur de la Commissure ant.

CP = Verticale passant par le bord antérieur de la Commissure Post.

En plus clair la saillie de la Corne d'AMMON dans la Corne temporale (C.A)

Le flan coupé de la portion antérieure de la corne temporale
dique la limite postérieure du Noyau Amygdalien
ans sa portion pré-ventriculaire (NA) (D'après TALAIRACH et coll.)

Fig. 5. Repérage de la Corne d'AMMON par la Technique Stéréotaxique.

Injection lipiodolée de la Corne Temporale de profil.

- CP = Ligne de base passant par le bord supérieur de la Commissure Ant. et le bord inférieur de la Commissure Post.
CA = Verticale passant par le bord postérieur de la Commissure ant.
P = Verticale passant par le bord antérieur de la Commissure Post.

En plus clair la saillie de la Corne d'AMMON dans la Corne temporale (C.A)

le plan coupé de la portion antérieure de la corne temporale
dique la limite postérieure du Noyau Amygdalien
ns sa portion pré-ventriculaire (NA) (D'après TALAIRACH et Coll.).

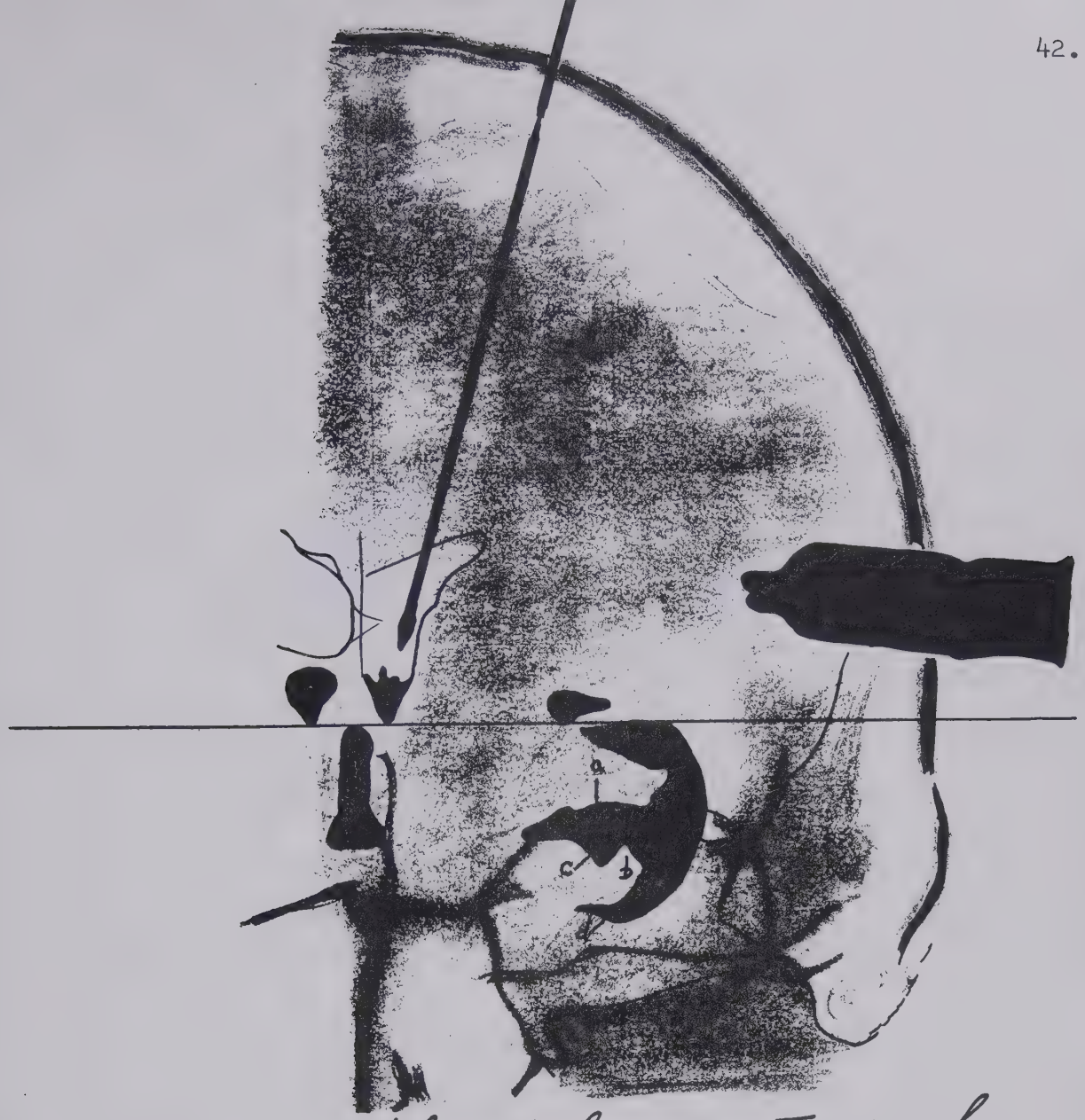


Fig. 6. Injection lipiodolée de la Corne Temporale (vue de face)

montrant l'encoche de la portion antérieure de la Corne d'AMMON (b)
le « supra-cornual cleft » (Fente supra-cornuale) (a) délimitant la région sous-lenticulaire
l'« infra-cornual cleft » (Fente infra-cornuale) délimitant la partie inférieure de la portion antérieure de la Corne d'AMMON (d)

Lame de lipiodol passant en avant de la corne d'AMMON, en arrière du noyau amygdalien. (c).

(D'après l'« ATLAS d'ANATOMIE STÉRÉOTAXIQUE du TÉLENCÉPHALE »
J. TALAIRACH & SZIKLA & Coll.).

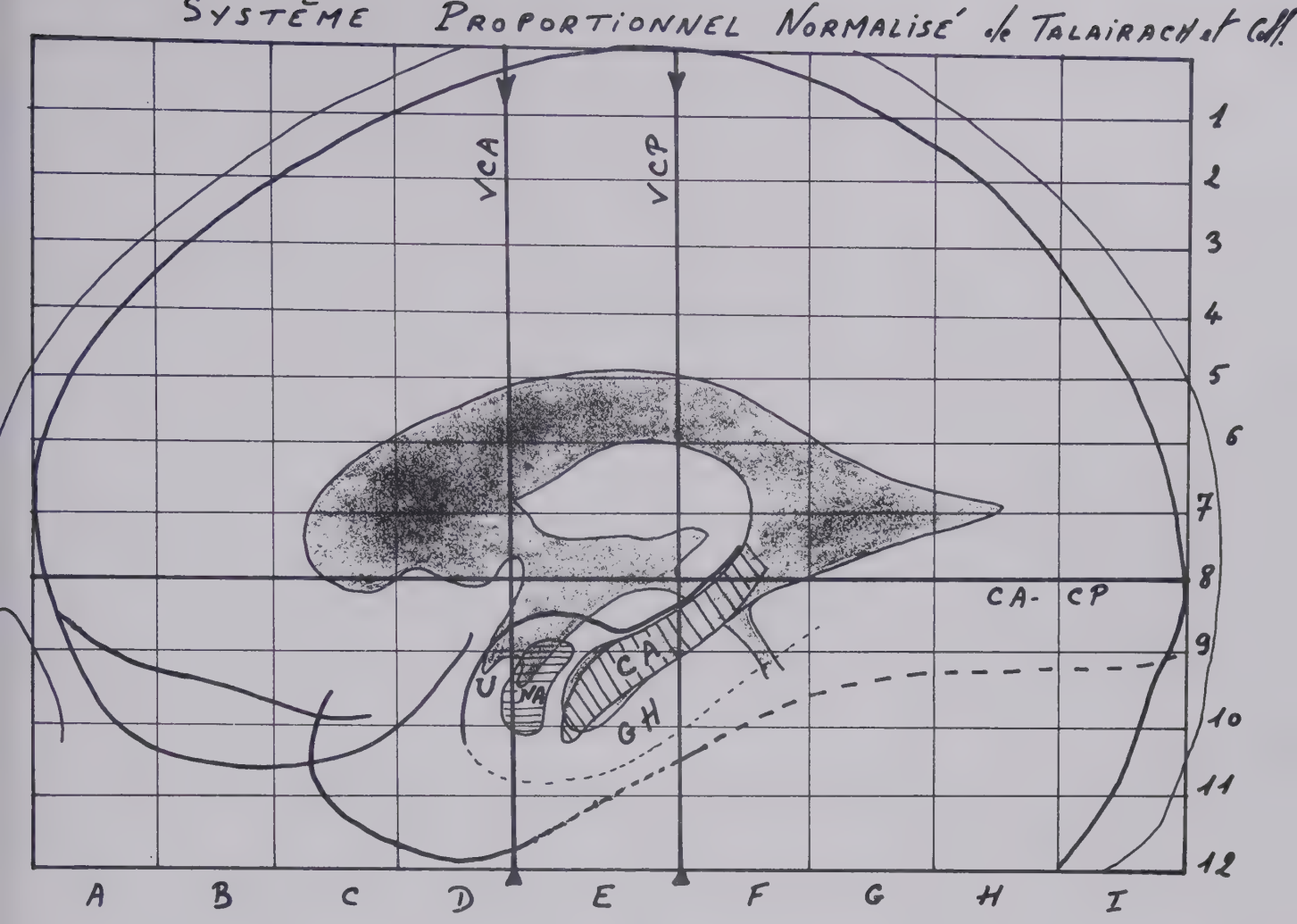


Fig. 7. Topographie schématique dans le Système Proportionnel Normalisé. Face interne du Lobe Temporal.
U = Uncus ; GH = Gyrus Parahippocampi ; N.A = Noyau Amygdalien.
CA = Corne d'AMMON. L.M

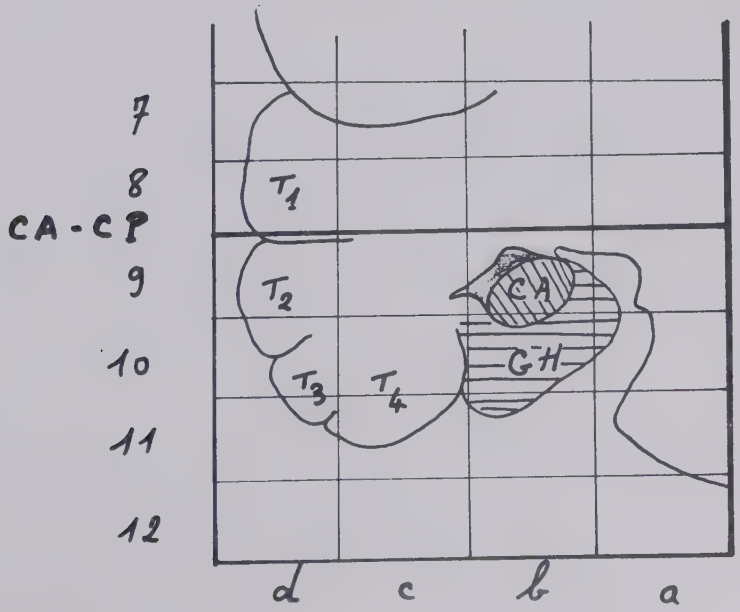


Fig. 8. Coupe vertico-frontale schématique au niveau de la Commissure Postérieure.

IV. HISTOGENESE

Au tout début de l'ontogénèse, alors que le système nerveux est encore réduit à une plaque ou à une gouttière dont les bords ne se sont pas encore joints pour former le tube nerveux, la structure de cette ébauche est très simple, réduite à un épithélium unistratifié dit neuro-épithélium ou neurectoblaste.

Les cellules germinales de cet épithélium ne cessent de se diviser dans le sens transversal aussi bien que vertical pour réaliser un élargissement de la gouttière, puis du tube nerveux et surtout un épaississement de leur paroi qui revêt bientôt un aspect en trois couches concentriques :

1) une couche interne encore dite épendymaire ou matricielle, constituée par des épendymoblastes et des cellules germinales.

2) une couche moyenne ou couche du manteau constituée par une accumulation de neuroglioblastes (ou médulloblastes ou cellules indifférenciées) qui se différencieront ultérieurement en glioblastes et en neuroblastes pour donner la névroglie et les neurones.

3) une couche périphérique ou marginale constituée par un syncytium protoplasmique presque dépourvu de cellules.

Après la vésiculisation du tube nerveux et jusque vers le milieu du 2e mois, les parois des différentes vésicules cérébrales et notamment celles du télencéphale conservent la même disposition trilaminée.

C'est vers la 8e semaine seulement que l'on assiste dans les parois télencéphaliques à un phénomène capital représenté par l'émigration partielle des neuroblastes qui se sont progressivement différenciés dans la couche du manteau ; ils traversent la couche marginale pour venir s'accumuler au-dessous de la membrane limitante externe et y constituer une nouvelle couche dite "corticale".

A cette période, la paroi télencéphalique est donc tétralaminée, mais la coutume a prévalu de ne lui distinguer que les 3 couches suivantes :

1. une couche épendymaire ou matricielle
2. une couche intermédiaire partagée en une partie interne cellulaire (ancienne couche du manteau)
   et une partie externe très peu cellulaire (ancienne couche marginale).
3. une couche ou plaque corticale recouverte par une mince zone marginale.

La plaque corticale donnera le cortex ; la partie externe de la couche intermédiaire sera habitée par des axones et de-

viendra la substance blanche ;
la partie interne de la couche intermédiaire et la couche épendymaire (qui constituent ensemble la pars nuclearis) donneront l'épithélium de l'épendyme,
la substance grise péri-épendymaire
et la plupart des noyaux gris profonds.

Toutefois cette évolution caractéristique n'est pas généralisée à l'ensemble de la paroi télencéphalique : elle ne s'effectue que dans les régions dont le cortex évoluera vers l'état hexalaminé caractéristique du Novocortex, dit encore Isocortex ou cortex homogénique (BRODMANN). Les régions rhinencéphaliques de la paroi télencéphalique n'évoluent pas de la même façon et elles donneront un cortex atypique qui répond au nom d'allocortex (allos signifiant autre), ou de Cortex hétérogénique. Il existe, chez l'homme, deux variétés ontogéniques d'allocortex qui correspondent approximativement à l'archipallium et au Paléopallium de l'évolution phylogénique , toutefois il faut souligner les divergences d'opinion à ce sujet, certains auteurs considérant l'allocortex archippalial comme une variété de l'Isocortex novopallial en opposition radicale avec Paléopallium, étant donné les analogies existant entre la plaque corticale donnant naissance à l'Isocortex et celle qui est à l'origine de l'archicortex.

Enfin entre Isocortex et Allocortex existe un cortex transitionnel dénommé aussi périallocortex.

L'aire hippocampique à la face interne de la vésicule télencéphalique sera essentiellement constituée par de l'allo-

cortex archipallial.

Dès les premiers stades de l'embryogénèse, cette aire se distingue par la minceur de sa couche matricielle ou germinale, la faible densité cellulaire de sa couche intermédiaire et surtout l'absence totale de la plaque corticale qui détermine le développement de l'Isocortex avoisinant. Vers le 4e mois, une plaque corticale se développera dans la région archipalliale, mais il s'agira d'une formation différente de la plaque isocorticale que nous avons précédemment envisagée :
différente par sa structure (Densité cellulaire beaucoup moindre et séparation imparfaite de la couche intermédiaire avec laquelle elle se continue sans transition).
différente par son origine, puisqu'elle résulte d'une migration neuroblastique secondaire effectuée deux ou trois semaines après celle qui a donné naissance à la plaque isocorticale.

Dès cette époque, l'allocortex archipallial présente des distinctions régionales correspondant aux différentes subdivisions que l'on retrouve chez l'adulte : subiculum, corne d'AMMON, gyrus dentatus et indusium corporis callosi.

-:-

V. ANATOMIE MICROSCOPIQUE

Plan de ce chapitre.

1. Introduction

2. Histologie

CORNE D'AMMON

. Nomenclature des couches
. Description des diverses couches
  1 - Couche épendymaire
      - Cellules épithéliales
        Leur expansion radiale, suivant l'âge
      - cellules névrogliques
  2 - Couche de la substance blanche ou alveus
      - Eléments constitutifs
      - Ses deux renflements
      - Ses régions supérieure et inférieure
      - Fibres épaisses
      - Fibres fines
  3 - Stratum Oriens
      - Ses deux sous-zones
      - collatérales et dendrites des cellules pyramidales
      - cellules spéciales ; leurs trois variétés

1) Cellules à cylindraxe demi-long et ascendant
   . Axone terminé
     1. dans la couche moléculaire
     2. dans la couche des Pyramidales
   . Collatérales
     1. pour les couches radiaire et lacunaire
     2. pour la couche des Pyramidales
   . Plexus interpyramidal
2) Cellules à cylindraxe long et descendant
   . leur axone pour l'alveus
3) Cellules à cylindraxe court et horizontal
   . Répartition
   . Plexus interpyramidal

4. Couche des cellules pyramidales
   . Homologie et historique
   . Aspect - chez les rongeurs
            - chez l'homme
   . Caractères des cellules pyramidales
            - en général
              . Collatérales axoniques et Plexus dans le Stratum Oriens
              . Coude ou bifurcation dans l'alveus
            - en particulier
              . Grandes pyramidales inférieures
                . collatérale ascendante de leur axone, pour les couches 5 et 6
                . excroissances dendritiques
              . Aspect par les méthodes neurofibrillaires.

5. Stratum Radiatum ou couche radiaire
   . Homologie et éléments constitutifs.

. Cellules :

a) pyramidales déplacées

b) étoilées ou triangulaires

c) triangulaires ou fusiformes

d) A cylindraxe descendant

6. Stratum Lacunosum ou medullare medium :

- couche lacunaire

. Eléments constitutifs

. Origine et disposition des Fibres nerveuses

. Leurs différentes espèces

. Les cellules nerveuses

7. Stratum moleculare ; couche moléculaire ou plexiforme externe

. Eléments constitutifs

- Cellules

a) étoilées

b) fusiformes

- fibres nerveuses

FASCIA DENTATA ou CORPS GODRONNE

. Ses rapports avec la Corne d'AMMON

. Ses 3 couches

. Description

1 - Couche moléculaire

. Cellules triangulaires ou grains déplacés

. Cellules à cylindraxe court

a) superficielles

b) profondes

2 - Couche des grains

- . Dendrites basilaires
- . Tronc périphérique
- . Bouquet périphérique
- . Axone ou fibre moussue
- . Sa bifurcation fréquente
- . Ses collatérales
- . Leur plexus
- . Varicosités moussues du cylindraxe
- . Parcours ultérieur de l'axone des grains
- . Terminaison probable de la fibre moussue
- . Le grain, cellule spéciale à axone court

3 - Couche des cellules polymorphes

- . Sous-zone limitante
  - . les cellules à cylindraxe ascendant
  - . les cellules à cylindraxe descendant
- . Sous-zone plexiforme
  - . les cellules à cylindraxe ascendant
  - . les cellules à cylindraxe descendant
  - . les cellules à cylindraxe court
- . Sous-zone des cellules fusiformes
  - . les cellules étoilées à cylindraxe descendant
  - . Les cellules fusiformes à cylindraxe descendant
  - . Les cellules étoilées à cylindraxe court

4 - Fibres nerveuses de la couche moléculaire

- . Fibres endogènes
- . Fibres exogènes
- . Aspect des plexus

5 - Névroglie

- cellules étoilées dans la couche moléculaire
- cellules fusiformes ou allongées dans et sous la couche des grains
- cellules allongées dans la couche des cellules polymorphes
- Evolution des cellules névrogliques fusiformes.

3. Acquisitions plus récentes
   Systématisation architectonique.

1. INTRODUCTION

Dans un premier chapitre nous donnerons la description princeps de RAMON Y CAJAL qui a consacré à l'étude de la Corne d'AMMON un travail qu'il qualifie lui-même de considérable ("Estructura del asta de AMMON. Annal. de la Sociedad espan. de Historia natural. T. XXII, 1893) et qui est fidèlement traduit et résumé par le Dr L. AZOULAY dans le 2e tome de "L'Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés". Maloine, 1911. Il a décrit la naissance du cylindraxe des cellules pyramidales, tantôt sur le corps, tantôt sur un épais prolongement dendritique, détail retrouvé sur des coupes ultrafines en microscopie électronique récemment, il a opposé les grandes cellules pyramidales de la région qu'il dénomme "inférieure" de la corne d'AMMON aux pyramidales de la région dite "supérieure" et à précisé leurs caractères propres, il a décrit les cellules du stratum radiatum, à savoir
les pyramidales déplacées,
les cellules triangulaires ou fusiformes, dites encore "à double bouquet dendritique de CAJAL"
les cellules à cylindraxe descendant.

Il a décrit les cellules à cylindraxe court et horizontal du stratum oriens dont les collatérales axoniques "forment un plexus nerveux très dense, dans les mailles duquel se trouvent logés les corps des cellules pyramidales" plexus à la constitution duquel participent "les ramifications ultimes du

cylindraxe émis par les neurones à axone ascendant et demi-long du stratum oriens.

Ces cellules sont actuellement dénommées "cellules à cylindraxe résolu en nids pericellulaires" de CAJAL et correspondent probablement à ce que BRODAL appelle "Basket cells".

Il a décrit les grains du cerveau si caractéristiques de la Fascia dentata et surtout précisé le parcours de leur axone, ou fibre moussue.

Celle-ci serpente pour épouser les contours convexes ou irréguliers des cellules pyramidales s'encastrant "dans les anfractuosités ou échancrures que présentent une partie du corps cellulaire et surtout le tronc protoplasmique ascendant".

L'actualité et la validité de cette description nous ont semblé confirmées par sa traduction en langue anglaise en 1968 par le Dr L.M. KRAFT sur les conseils du Dr P.D. MAC LEAN, qui fait dans la préface une mise au point des acquisitions récentes concernant la question tout en insistant sur les travaux initiaux de CAJAL traduit l'année même, c'est-à-dire, en 1893, en allemand par Albert KÖLLIKER.

2. HISTOLOGIE.

Corne d'AMMON.

De la surface ventriculaire aux régions corticales, on trouve dans la corne d'AMMON, les couches suivantes :

1. une couche épendymaire
2. l'alveus ou substance blanche
3. le stratum oriens ou couche plexiforme inférieure
4. la couche des cellules pyramidales ammoniques
5. le stratum radiatum ou zone plexiforme intermédiaire
6. la couche des fibres horizontales ou stratum lacunosum
7. la couche moléculaire ou plexiforme superficielle.

La coupe de la corne d'AMMON du cobaye colorée suivant la méthode de WEIGERT-PAL permet de mettre en place ces diverses couches.

1. Couche épendymaire.

A son contact avec la cavité ventriculaire, la corne d'AMMON présente une rangée de cellules épithéliales courtes, prismatiques ou cubiques. Le pôle profond de ces cellules donne naissance à un prolongement radial, qui a des aspects différents quivant le stade de développement.

Chez le mammifère nouveau-né, la plupart de ces cellules émettent par leur face profonde un petit bouquet de ramuscules

Fig. 9 Cellules épithéliales et névrogliques de la région supérieure de la Corne d'AMMON; Lapin nouveau-né. Méthode de GOLGI.

a. Corps des cellules épithéliales. – b, d = cellules névrogliques allongées

c = cellule araignée. e. tronc ramifié d'une cellule épithéliale.

(d'après R. Y CAJAL).

horizontaux et variqueux qui se terminent sous l'épendyme même. Parmi ces ramuscules, il en est un qui se fait remarquer par sa plus grande épaisseur ; véritable continuation de la cellule, il traverse obliquement les couches sous-jacentes, se dispose en échelon dans l' assise des cellules pyramidales et va se ramifier abondamment dans la zone moléculaire.

Chez le lapin de huit jours, les branches que le tronc radial émet près de la surface ventriculaire s'atrophient et les autres ne s'étendent presque plus que dans le stratum oriens et l'alveus. De plus, de nombreuses cellules névrogliques sont répandues dans toute la hauteur de la Corne d'AMMON chez le lapin nouveau-né ; quelques-unes sont encore allongées perpendiculairement à la surface ventriculaire, ce qui dénote leur origine épendymaire.

2. Couche de la substance blanche ou alveus.

Cette assise est constituée :

1) par les cylindraxes des cellules pyramidales

2) par quelques cellules polymorphes émigrées du stratum oriens voisin

3) par des fibres centripètes ou commissurales venues de la commissure inter-ammonique avec la Fimbria. On voit sur la coupe antéro-postérieure de la corne d'AMMON d'un cobaye adulte colorée suivant la méthode de WEIGERT-PAL que la couche de substance blanche forme du côté du ventricule une ample surface convexe, terminée à ses extrémités par deux renflements : l'un, interne et triangulaire (F) n'est autre que la Fimbria ou pilier postérieur du trigone ; l'autre, externe (G)

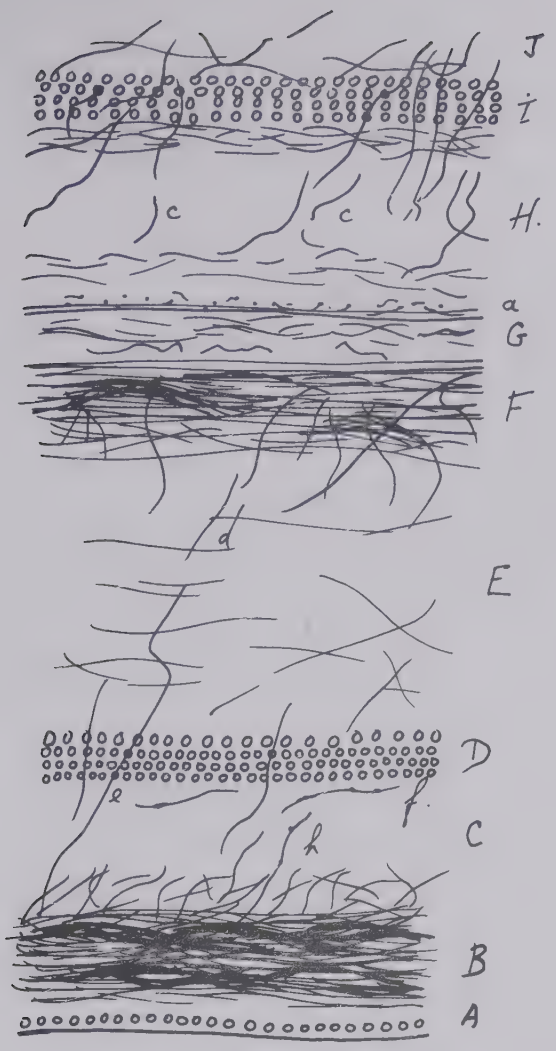


Fig. 10. Coupe de la Corne d'AMMON et de la Fascia Dentata chez le Cobaye. Méthode de WEIGERT-PAL.

A. Epithélium. B. alveus. C. Stratum oriens.
D. Couche des cellules Pyramidales. E. Stratum Radiatum
F. Stratum lacunosum. G. Couche moléculaire ou Plexiforme ext.
H. Zone moléculaire de la Fascia Dentata.
I. Couche des grains. J. Couche des cellules Polymorphes.

a. Fibres à myéline du tiers externe de la couche moléculaire de la Fascia - b = Plexus horizontal sus-granulaire
c = cylindraxes ascendants issus de la couche des cellules polymorphes.
d = " descendant à l'Alveus
e = " ascendants, provenant de cellules de la couche des neurones polymorphes.
f = fibres nerveuses, appartenant aux cellules à cylindraxe horizontal.
h = fibres à myéline de la couche des cellules polymorphes.

(d'après R. Y. CAJAL)

placé dans l'angle formé par la corne d'AMMON et le subiculum, ce dernier renflement correspondant en grande partie à la voie temporo-ammonique.

On appelle région supérieure ou intra-ventriculaire de la corne d'AMMON, le demi-cylindre supérieur de substance blanche dont les fibres se portent en dehors, jusqu'à la voie temporo-ammonique, et région inférieure, le demi-cylindre inférieur dont les conducteurs s' amassent dans la Fimbria.

Cette distinction reposant sur les caractères spéciaux des cellules pyramidales qui se trouvent dans chacune de ces deux régions.

Les fibres de l'alveus n'ont pas toutes la même épaisseur:

* les unes sont grosses et cheminent d'ordinaire à une certaine distance de l'épendyme et au voisinage du stratum oriens ; elles sont la continuation des cylindraxes des cellules pyramidales.

* les autres sont fines, deviennent très nombreuses dans la région supérieure de la corne d'AMMON et circulent de préférence près de l'épendyme, se rassemblant sur une grande épaisseur au niveau du subiculum pour former un faisceau épais, bien distinct de la voie temporo-ammonique.

Il existe des "collatérales de la substance blanche", fort peu nombreuses, n'ayant qu'un très faible diamètre et quittant à angle droit les grosses fibres de l'alveus, i.e. les cylindraxes des cellules pyramidales. C'est au hile, à l'endroit

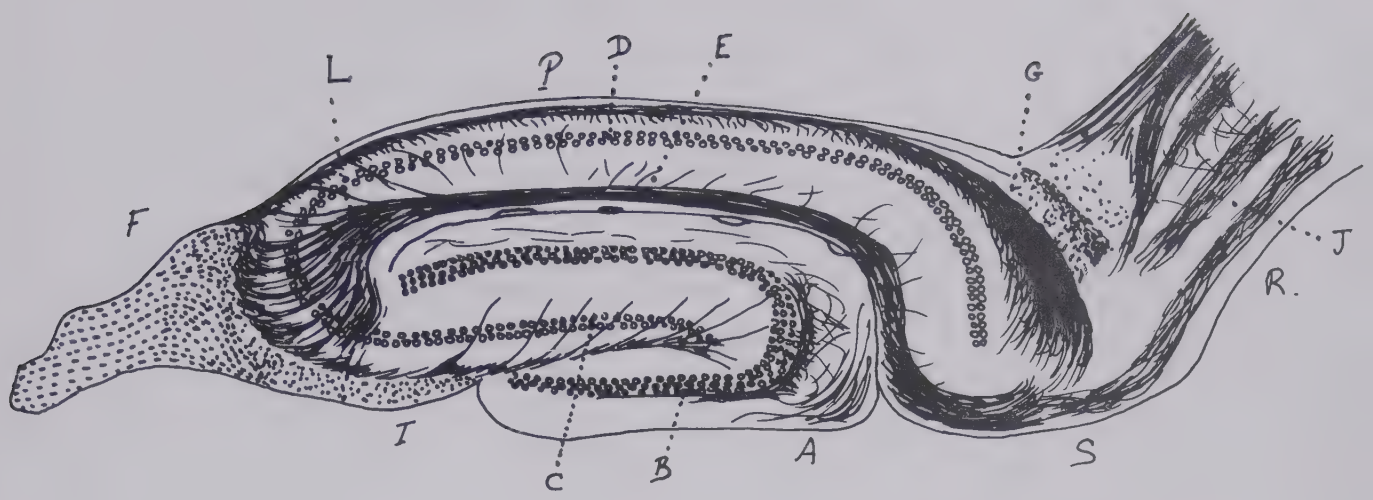


Fig. 11 Coupe antéro-postérieure de la Corne d'AMMON. Cobaye adulte. Méthode de WEIGERT-PAL.

A. Couche moléculaire de la Fascia Dentata.
B. Couche des grains.
C. Couche des grandes Cellules Pyramidales.
D. Couche des Cellules Pyramidales petites ou supérieures.
E. Fibres à myéline de la couche lacunaire.
F. Fimbria.
G. Voie Temporo- Ammonique.
H. Fibres fines, en continuité probablement avec le Corps Calleux.
I. Région inférieure de la Corne d'AMMON.
J. Plexus intermédiaire de la Pointe Occipitale.
L. Collatérales ascendantes.
P. Région supérieure de la Corne d'AMMON.
R. Région occipitale de l'Ecorce
S. Subiculum.

(d'après RAMON Y CAJAL)

où la corne d'AMMON s'enfonce ou est sur le point de s'enfoncer dans la concavité de la Fascia Dentata, que ces collatérales sont le plus facile à voir.

La plupart de ces branches semblent s'arboriser et s'épuiser dans le stratum oriens ; cependant, on en observe d'autres qui montent à travers la couche des cellules pyramidales pour aller se ramifier et se perdre dans l'assise située au-dessus.

3. Stratum oriens.

Cette zone, qui correspond à celle des cellules polymorphes de l'écorce-type, doit être divisée en deux sous-zones :
- l'une, inférieure ou à cellules fusiformes et irrégulières
- l'autre, supérieure ou plexiforme

A. Sous-zone inférieure

Voisine de la substance blanche, elle renferme ordinairement, des cellules fusiformes ou triangulaires dirigées parallèlement aux fibres de l'alveus.

Les dendrites issues de ces neurones se perdent au milieu des fibres à myéline. Le cylindraxe semble se comporter, du moins dans certains cas, comme celui des cellules de MARTINOTTI*, c'est-à-dire qu'il traverse les couches moyennes et s'élève ainsi jusqu'à la couche moléculaire ou plexiforme superficielle, où il étend son arborisation terminale.

---

* du cerveau.

B. Sous-zone supérieure.

Elle est plus épaisse que la précédente et mériterait, par son aspect et sa position, le nom de zone plexiforme inférieure. Elle est le lieu où s'assemblent les bouquets dendritiques inférieurs des cellules pyramidales et les collatérales émises par les cylindraxes de ces mêmes neurones.

De plus, cette couche renferme des cellules spéciales qu'on peut classer sous trois rubriques différentes :

* cellules à cylindraxe demi-long et ascendant
* cellules à cylindraxe long et descendant
* cellules à cylindraxe court horizontal et ramifié autour des cellules pyramidales.

a) Cellules à cylindraxe demi-long et ascendant.

Peu volumineuses, elles se présentent sous un aspect tantôt triangulaire, tantôt fusiforme. Elles sont disséminées dans toute l'épaisseur de cette couche ; les portions voisines de l'assise des cellules pyramidales en renferment, néanmoins, un peu plus que les autres. Leurs expansions dendritiques horizontales ou descendantes, se ramifient et s'épuisent surtout à proximité de la substance blanche.

Le mode de terminaison du cylindraxe de ces cellules permet de les classer en deux catégories :

1) celles dont le cylindraxe ascendant se ramifie et

se perd dans la partie supérieure de la zone moléculaire, en particulier au niveau des fibres horizontales à myéline du stratum lacunosum. Elles semblent en nombre assez restreint.

2) celles dont le cylindraxe, également ascendant, suit un trajet beaucoup plus complexe. Parvenu à différentes hauteurs de la couche radiaire (stratum radiatum), il s'incurve, redescend en ligne droite et parallèlement à son premier parcours jusqu'à la couche des cellules pyramidales ou jusqu'au niveau le plus élevé du stratum oriens. Il se termine par une superbe touffe arborescente de fibres horizontales ou récurrentes qui vont pénétrer entre les corps des cellules pyramidales et se disposer autour d'eux en un plexus extrêmement dense de ramuscules flexueux et très variqueux.

Le parcours et la terminaison des collatérales fournies par ces cylindraxes ne sont pas moins intéressants :

Une ou deux de ces collatérales naissent au sommet de la courbe des cylindraxes et se portent en haut ; elles se ramifient dans les régions supérieures du stratum radiatum et parfois jusque dans la couche lacunaire où leur direction est plus ou moins horizontale.

Mais les collatérales les plus nombreuses et les plus importantes prennent plutôt naissance sur le trajet ascendant du cylindraxe. Elles s'en dégagent à angle droit, courent ensuite transversalement sur un espace assez considérable, s'infléchissent brusquement et descendent jusque dans la couche des cellules pyramidales. Elles se terminent entre les corps de ces cellules

par des arborisations variqueuses et luxuriantes, qui se joignent à celles que le cylindraxe lui-même fournit à sa terminaison. Ce plexus, qui constitue un des traits les plus remarquables de la corne d'AMMON, ne peut être comparé qu'à celui qui enveloppe les cellules cérébelleuses de PURKINJE. Enfin il est encore enrichi par les terminaisons axiles d'autres éléments.

b) Cellules à cylindraxe long et descendant.

Ces neurones, fusiformes ou triangulaires, ne sont que des cellules pyramidales déplacées. Leur nombre, très faible au voisinage de la Fimbria, est plus considérable aux approches du Subiculum. Leurs "appendices protoplasmiques" inférieurs se rendent au stratum oriens ou zone plexiforme et s'y achèvent. Leur tronc dendritique traverse au contraire la ligne des cellules pyramidales pour se terminer par un bouquet épineux dans la partie supérieure de la couche moléculaire. Le cylindraxe se comporte comme celui des cellules pyramidales en place ; il descend plus ou moins obliquement, fournit quelques collatérales à l'assise des cellules polymorphes et constitue enfin une fibre de l'alveus.

c) Cellules à cylindraxe court et horizontal.

Ces neurones, décrits par CAJAL et confirmés par KÖLLIKER, se rencontrent dans toute l'épaisseur de la zone des cellules polymorphes.

On en observe quelques-uns jusque dans la substance blanche. On les reconnaît à leur grande taille, à leur forme étoilée

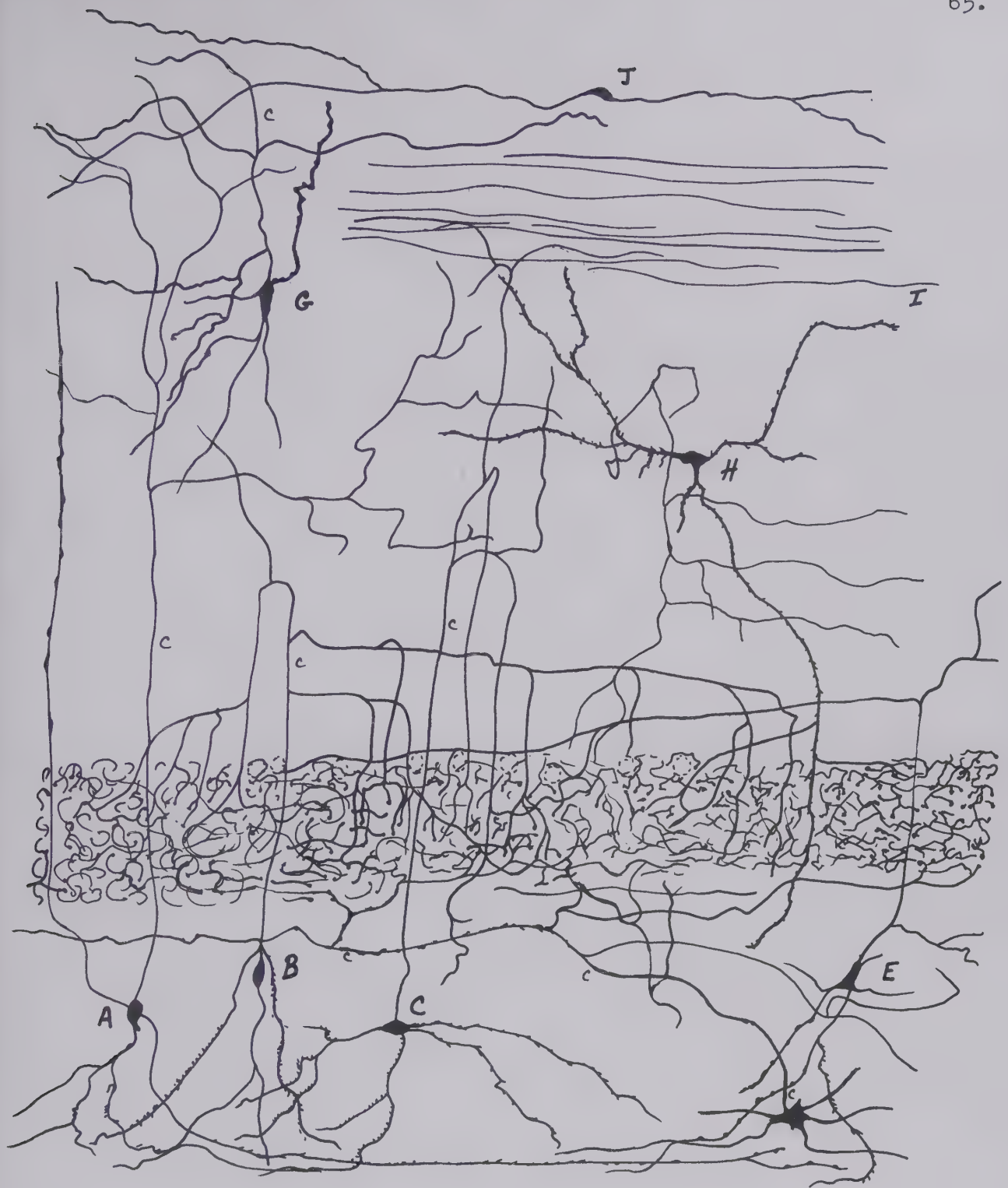


Fig. 12. Coupe de la Corne d'AMMON. Lapin âgé d'un mois.
Méthode de Cox

A. Cellule dont le cylindraxe ascendant se termine dans la couche lacunaire.
B, C, E. Neurones dont le cylindraxe arciforme s'achève dans les plexus nerveux enveloppant les cellules pyramidales
G, H. Deux cellules à cylindraxe court de la Couche radiaire.
I. Fibres horizontales de la Couche lacunaire.
J. Cellule fusiforme et sans cylindraxe de la couche moléculaire.
c. cylindraxe.

(d'après R. Y CAJAL)

et à la direction rayonnée de leurs expansions dendritiques, fort longues et très variqueuses.

Une ou deux de ces expansions sont toujours ascendantes ; elles traversent la couche située immédiatement au-dessus et vont se terminer dans la couche moléculaire, sans se ramifier ou en donnant seulement un petit nombre de branches moniliformes.

Les expansions qui sont descendantes tendent à se diriger parallèlement à l'alveus ; leur longueur est très grande, mais leur revêtement épineux est moins marqué que dans les dendrites provenant des cellules pyramidales.

Le cylindraxe, volumineux, prend une direction tantôt transversale, tantôt oblique. Il se décompose rapidement en plusieurs gros rameaux. Ceux-ci divergent dans tous les sens, mais, de préférence, en haut, vers la couche des cellules pyramidales.

L'épaisseur de ces branches ascendantes augmente au lieu de diminuer, à mesure qu'elles s'éloignent de leur point de départ ; elles deviennent en même temps variqueuses. Parvenues obliquement jusqu'à la couche des cellules pyramidales, elles s'étendent horizontalement au-dessous d'elle et sur une grande longueur. Pendant ce dernier trajet, elles émettent une multitude de collatérales, ascendantes, sinueuses et couvertes de varicosités. En se réunissant aux ramuscules terminaux des fibres qui leur ont donné naissance, ces collatérales forment un plexus nerveux très dense, dans les mailles duquel se trouvent logés les corps des cellules pyramidales.

Nous avons déjà vu que les ramifications ultimes du cylindraxe émis par les neurones à axone ascendant et demi-long du stratum oriens participent également à la constitution de ce plexus.

4. Couche des cellules pyramidales.

Les neurones de cette zone, qui correspond à celle des grandes et petites cellules pyramidales de l'écorce-type ont été décrits par GOLGI. Il fut le premier à mettre en évidence leurs deux sortes de dendrites, les unes ascendantes, les autres descendantes, ainsi que les divers caractères de leur cylindraxe.

Chez les rongeurs, cette couche est d'une grande densité et on y voit 3 ou 4 rangées de corps cellulaires, dont l'intervalle est juste suffisant pour contenir le plexus nerveux décrit précédemment.

Chez l'homme, cette assise est plus large, moins compacte et mal définie ; les corps cellulaires y sont à distance les uns des autres ; tout rappelle la couche des grandes et petites cellules pyramidales de l'écorce cérébrale typique.

On retrouve dans les cellules pyramidales de la corne d'AMMON, les caractères généraux que cette même espèce de neurones présente dans le reste du cerveau.

Deux traits cependant les distinguent :

* leur corps cellulaire allongé est fusiforme ou ovoïde, au lieu d'être triangulaire ; il manque en outre d'appendices

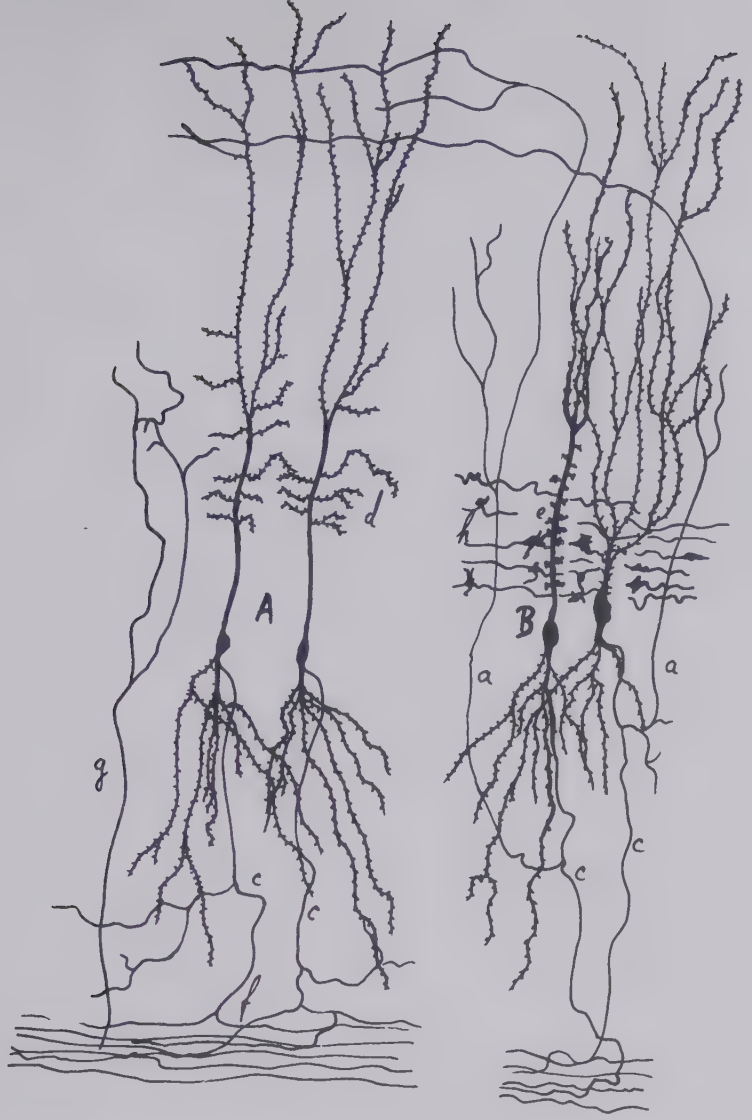


Fig. 13. Cellules pyramidales de la Corne d'AMMON. Lapin âgé d'un mois. Méthode de GOLGI

A. Petites cellules pyramidales ou pyramidales de la "région supérieure"

B. Grandes cellules pyramidales ou pyramidales de la "région inférieure"

a. Grosses collatérales ascendantes

c. Cylindraxe

d. Ramuscule épineux du tronc des petites cellules pyramidales

e. Excroissances sur le tronc des grandes cellules pyramidales.

f. Fine collatérale allant à la substance blanche.

g. Collatérale issue des Fibres de l'alveus.

h. Fibres moussues en rapport avec les grandes cellules pyramidales.

(d'après R. Y. CAJAL).

protoplasmiques latéraux.

* à l'opposé, les dendrites basilaires prennent un grand développement dans les cellules pyramidales de la corne d'AMMON ; elles forment un large bouquet qui descend dans le stratum oriens où il entre en contact avec le plexus des collatérales cylindraxiles qui s'y trouve.

Quant au tronc ascendant, resté indivis jusqu'à son arrivée à la couche radiaire, il donne, une fois qu'il y a pénétré, un grand nombre de branches collatérales ; il se termine à différents niveaux de la corne d'AMMON, par un bouquet de rameaux divergents qui peuvent s'élever jusqu'à la limite supérieure de l'écorce, i.e. jusqu'à la couche moléculaire.

Le cylindraxe prend naissance, tantôt sur le corps, tantôt sur un épais prolongement dendritique ; il descend ensuite plus ou moins obliquement pour se continuer par une fibre de l'alveus. Auparavant, et pendant qu'il traverse le stratum oriens, il émet des collatérales au nombre de deux, trois ou davantage qui se ramifient et se terminent entre les cellules polymorphes.

L'enchevêtrement de ces collatérales entre elles et avec les ramuscules axiles provenant des cellules à cylindraxe court produit dans le stratum oriens un plexus extrêmement touffu. Quelques collatérales, issues de la substance blanche, viennent encore augmenter la densité de ce plexus.

Lorsque le cylindraxe des cellules pyramidales aborde la substance blanche, il forme, généralement, un coude pour se

continuer dans cette substance. Parfois, cependant, il se bifurque en deux branches inégales, dont l'une, mince et ayant l'aspect d'une collatérale, se porte en haut et en dedans, et dont l'autre, plus épaisse, fait suite au cylindraxe et se dirige en sens contraire de la première ou au moins dans un autre sens.

Il existe, de plus, des différences entre les cellules de la région inférieure et celles de la région supérieure de la corne d'AMMON.

* Les cellules pyramidales de la région inférieure sont plus grandes ; leur corps devient plus irrégulier à mesure qu'on s'approche du hile de la Fascia dentata. Il en est de même pour les bouquets protoplasmiques qui sont plus courts, plus épais et qui prennent un aspect plus raboteux. Leur cylindraxe présente une particularité : il émet, non loin de son origine, une collatérale dont l'épaisseur est telle qu'on pourrait souvent la prendre pour une branche de bifurcation.

Après avoir fourni un ou deux ramuscules à la partie supérieure du stratum oriens où elle se ramifie, cette collatérale volumineuse monte à travers la couche radiaire, parvient à la couche lacunaire, y devient horizontale et constitue une de ses fibres nerveuses à myéline.

Dans la région située au-dessous de la Fimbria, les grosses collatérales ascendantes forment un ensemble de petits paquets verticaux qui se décomposent en arrivant à la couche radiaire ; leurs fibres n'en cheminent pas moins ensuite, et par

des routes différentes, jusqu'à la couche lacunaire, où elles se transforment en fibres à myéline.

En suivant avec soin ces collatérales pendant leur trajet horizontal et supérieur, on parvient à les voir jusqu'au voisinage du subiculum. Elles abandonnent, sur ce long trajet, des ramuscules aux couches radiaire et lacunaire ; quant à leur terminaison, elle a lieu dans ces mêmes couches.

Une grande cellule pyramidale de la région inférieure de la Corne d'AMMON peut donc se mettre en rapport, grâce à ces énormes collatérales, avec une infinité de bouquets protoplasmiques de la région supérieure.

Les grandes cellules pyramidales de la région inférieure se distinguent encore de leurs congénères de la région supérieure par des excroissances fixées sur le corps et la tige protoplasmique ascendante, excroissances qui entrent en contact avec les cylindraxes des grains.

A la place de ces excroissances, les cellules pyramidales de la région supérieure présentent de fines dendrites plus ou moins transversales.

Les grandes cellules pyramidales de la région inférieure possèdent un réticulum neurofibrillaire décrit la première fois par BETHE. Chez le lapin, ces filaments forment dans le corps cellulaire deux faisceaux, l'un ascendant, l'autre descendant, faisceaux qui se décomposent pour pénétrer dans le cylindraxe et les deux bouquets d'expansions protoplasmiques.

5. Stratum Radiatum ou couche radiaire.

Jointe aux couches lacunaire et moléculaire, cette assise correspond à la zone plexiforme ou superficielle de l'écorce-type.

C'est une bandelette, concentrique aux précédentes et placée entre la couche lacunaire ou substance blanche intermédiaire de la corne d'AMMON en haut, et le lit des cellules pyramidales en bas. Les prolongements périphériques de ces cellules s'y alignent parallèlement les uns aux autres et y forment, par leur réunion et l'entremêlement de leurs branches épineuses, un plexus protoplasmique fort riche. Le bouquet terminal de ces prolongements protoplasmiques s'étend, au contraire, plus haut, en grande partie dans la zone moléculaire, et dans la couche lacunaire.

Les auteurs précédant CAJAL n'avaient pas décrit de neurones dans la couche radiaire ; celui-ci affirme qu'il en existe constamment, bien qu'en petit nombre et les classe en quatre catégories :

1) cellules pyramidales déplacées

Neurones ovoïdes ou pyramidaux ayant la même orientation que ceux restés en place, ils envoient un ou deux prolongements dendritiques et descendants au stratum oriens, une "tige" périphérique et ramifiée à la partie supérieure des couches lacunaire et moléculaire et un cylindraxe vertical qui se perd dans l'alveus.

2) cellules étoilées ou triangulaires.

Ces neurones, en plus grand nombre que les précédents, sont répandus dans toute l'épaisseur du stratum radiatum. Leur corps émet des prolongements protoplasmiques divergents, au nombre de trois, quatre ou davantage ; les plus volumineux courent d'ordinaire parallèlement à la surface corticale et sur un grand espace ; d'autres, à direction descendante, traversent la couche des cellules pyramidales et parviennent jusqu'au stratum oriens. Le cylindraxe est oblique ou horizontal ; il se décompose en une ample arborisation de fibres fines, variqueuses et orientées en tous sens ; ces dernières se terminent librement dans la couche radiaire même ; quelques-unes, pourtant, s'achèvent aussi dans la couche lacunaire.

3) cellules triangulaires ou fusiformes.

Elles sont pourvues d'expansions dendritiques, dont les unes descendent jusqu'au stratum oriens, et dont les autres montent à la couche moléculaire, où elles se ramifient abondamment. Le cylindraxe est ascendant ; à son arrivée dans la couche lacunaire, il se dissocie en ramuscules variqueux, horizontaux pour la plupart.

4) cellules à cylindraxe descendant.

Certaines cellules fusiformes ou triangulaires de la couche radiaire émettent un cylindraxe qui lance de nombreux ramuscules dans cette couche elle-même, puis descend verticalement

dans l'assise des cellules pyramidales où il se ramifie ; il participe de la sorte au plexus touffu dont nous avons déjà signalé l'existence dans cette zone. Parfois, une ou plusieurs des fines fibrilles de ce cylindraxe semblent aller jusqu'à la limite inférieure du stratum oriens. Au lieu de descendre et de se ramifier, le cylindraxe peut, d'autres fois, monter jusqu'à la couche lacunaire et lui abandonner quelques "branchilles".

6. Stratum lacunosum
ou medullare medium ; couche lacunaire

a) Fibres nerveuses

groupées en faisceaux parallèles, elles commencent dans la couche inférieure de la corne d'AMMON et se prolongent jusqu'au subiculum.

Au niveau de la Fimbria et dans la région inférieure de la corne, elles occupent, indistinctement, tout l'intervalle situé entre la couche des cellules pyramidales et celle des neurones polymorphes appartenant à la Fascia dentata.

Les fibres qui entrent dans la composition de la couche lacunaire sont très nombreuses et on peut distinguer parmi elles :

* des collatérales très fines, ascendantes, issues de la substance blanche de l'alveus.

* des collatérales épaisses, nées uniquement dans la région inférieure de la Corne, sur la portion verticale des cylin-

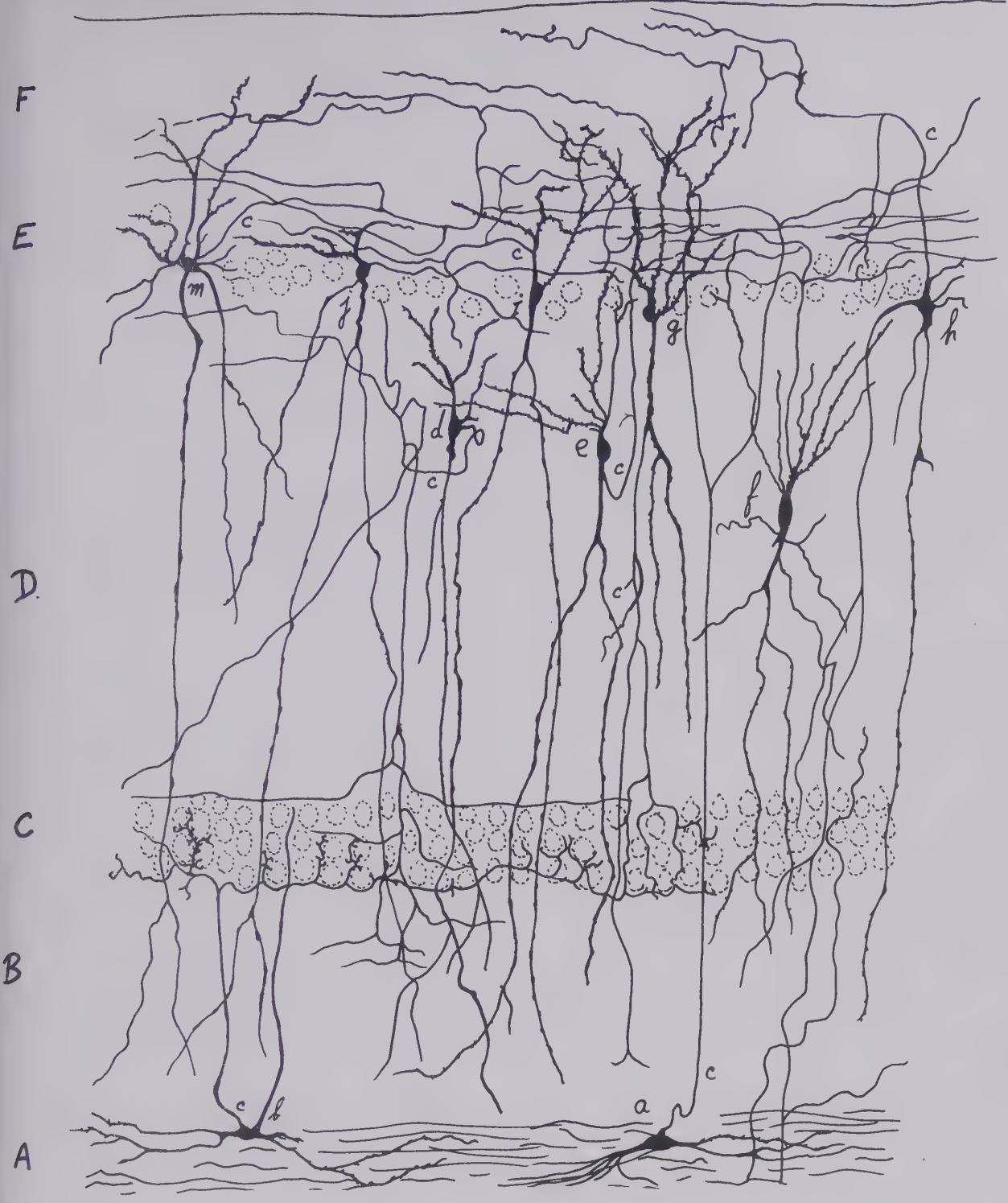


Fig. 14. Coupe de la Corne d'AMMON ; lapin âgé de 10 jours. Méthode double au Chromate d'Argent.

A = Substance Blanche. B = Couche des Cellules Polymorphes.
C = Couche des Cellules Pyramidales. D = Couche Radiaire. E = Couche lacunaire.
F = Couche moléculaire. a = Cellule à cylindraxe ascendant.
b = Autre cellule dont le cylindraxe se ramifie entre les neurones pyramidaux.
c = cylindraxe. d = cellule dont le cylindraxe donne des branches au plexus interpyramidal.
e, f = Neurones dont le cylindraxe s'arborise dans la Couche Lacunaire.
g = Cellule dont le cylindraxe ascendant fournit des branches au plexus interpyramidal.
h, i, f, m = Cellules de la Couche Lacunaire dont le cylindraxe se ramifie dans cette assise ainsi que dans la Zone Moléculaire.

(d'après R. Y CAJAL)

draxes émis par les grandes cellules pyramidales.

* des fibres terminales venant de la substance blanche : épaisses, elles abandonnent ordinairement des collatérales au stratum oriens et à la zone radiaire.

* les arborisations nerveuses terminales des cellules à cylindraxe ascendant qui sont logées dans les couches sous-jacentes.

b) Cellules nerveuses.

Fort nombreux, ces neurones ont habituellement la forme d'un triangle à base tournée en haut ; souvent aussi, ils ont l'aspect étoilé.

Des expansions protoplasmiques ascendantes et descendantes partent des angles de leurs corps. Les prolongements descendants sont plus importants et vont parfois jusqu'au stratum oriens. Le cylindraxe qui prend naissance fréquemment sur un des côtés du corps cellulaire, chemine en direction plus ou moins horizontale entre les fibres nerveuses de la couche lacunaire ; il se termine dans cette couche par une large arborisation de fibres divergentes, en grande partie horizontales.

7. Stratum moleculare ; couche moléculaire ou Plexiforme externe.

Cette zone, la plus superficielle de la corne d'AMMON, est le point où se terminent les rameaux les plus élevés du bouquet protoplasmique porté par les cellules pyramidales.

On y trouve une multitude de fibres nerveuses issues de la voie temporo-ammonique et des cellules.

Cellules nerveuses :

a) cellules étoilées petites qui sont pourvues de plusieurs expansions dendritiques, minces et fortement variqueuses. Le cylindraxe est ténu ; il parcourt dans une direction plus ou moins horizontale une partie de la couche où il a pris naissance et finit par une arborisation extrêmement riche de filaments variqueux, fins et orientés plutôt dans le sens de la couche moléculaire.

b) cellules fusiformes, très rares et de faibles dimensions ; elles possèdent des troncs polaires fort étendus ; elles correspondent sans doute aux cellules horizontales de l'écorce-type.

Fibres nerveuses :

On a donné le nom de feuillet nucléaire ou de lamina medullaris involuta à la partie la plus superficielle de la couche moléculaire. Au voisinage du Subiculum, les fibres s'unissent à celles de la zone lacunaire, et toutes ensemble, groupées en une masse volumineuse, pénètrent dans le subiculum et s'y continuent avec des fibres à myéline de sa couche moléculaire.

Les fibres du feuillet nucléaire semblent provenir de 3 sources :

- le subiculum,
- les branches les plus hautes des cylindraxes ascendants appartenant aux cellules de MARTINOTTI,
- enfin, des arborisations nerveuses des cellules étoilées que l'on trouve dans la couche moléculaire, cette dernière source étant vivement contestée par CAJAL.

Quoiqu'il en soit le courant principal des fibres du feuillet nucléaire vient réellement du subiculum, i;e de la grande voie temporo-ammonique.

*

FASCIA DENTATA ou Corps Godronné.

La Fascia Dentata doit être considérée comme une bande d'écorce cérébrale, qui aurait été courbée fortement et surajoutée à la zone moléculaire de la corne d'AMMON de façon à embrasser dans sa concavité le bord libre et mince de cette corne.

Chez les mammifères inférieurs, tels que l'ornithorynque, la couche des grains, caractéristique du Corps Godronné, semble être, néanmoins, en continuité sur certains points avec l'assise des cellules pyramidales de la corne d'AMMON.

On distingue dans la Fascia Dentata 3 couches :
- la zone plexiforme externe ou moléculaire,
- la couche des grains, correspondant à l'assise des cellules pyramidales du cerveau,

- et la couche des cellules polymorphes.

1 - Couche moléculaire.

Cette zone, la plus externe de toutes, est constituée, comme toutes celles qui portent la même dénomination, par deux sortes de fibres intimement entrelacées :

- des expansions protoplasmiques épineuses provenant des cellules sous-jacentes et des fibrilles nerveuses terminales
- des neurones

a) Cellules triangulaires ou grains déplacés.

Elles ressemblent à celles qui forment le stratum granulosum situé au-dessous, sauf qu'elles sont triangulaires ou semi-lunaires. On les trouve dans toute l'épaisseur de la couche moléculaire. Leur corps donne naissance par son pôle périphérique à des appendices dendritiques ascendants, au nombre de trois ou davantage, et dont les contours, très irréguliers, sont même couverts de véritables épines en certains points : ces appendices se perdent dans la couche moléculaire. Le cylindraxe se porte d'habitude directement en bas ; parfois, il court d'abord horizontalement au-dessus de la couche granuleuse sur un espace considérable.

Dans l'un et l'autre cas, il finit par traverser cette couche et se comporte ensuite comme les cylindraxes qui en proviennent.

b) Cellules à cylindraxe court.

α) superficielles

Piriformes, ovoïdes ou fusiformes et de petite taille.
Leurs dendrites, délicates, sont pour la plupart transversales ou descendantes
leur cylindraxe, extrêmement fin, se termine à peu de distance, dans la portion externe de la couche moléculaire, par une arborisation peu ample de fibrilles tenues.

β) profondes

sont plus volumineuses et siègent dans la moitié inférieure de la zone moléculaire. De leur corps triangulaire ou étoilé partent en tous sens des prolongements protoplasmiques, qui se subdivisent plusieurs fois ; un ou deux d'entre eux traversent souvent la couche des grains pour se ramifier et s'épuiser dans la zone des cellules polymorphes. Le cylindraxe, plus volumineux que dans les neurones superficiels, se porte dans des directions différentes et se termine dans la couche où il a pris naissance par une arborisation de nombreuses branchilles fines et variqueuses. La plupart de ces fibrilles cheminent parallèlement à la surface du corps godronné et sur un espace considérable ; elles contribuent à compliquer le lacis nerveux qui couvre toute l'épaisseur de l'assise moléculaire.

2 - Couche des grains.

Cette zone que l'on peut appeler aussi couche des cellules ovoïdes renferme, chez les petits mammifères, plusieurs rangées de corpuscules tassés les uns contre les autres.

Les grains, dont le protoplasme est si raréfié que les préparations au Carmin en décèlent seulement le noyau, représentent au point de vue morphologique, les cellules pyramidales de l'écorce-type et de la corne d'AMMON ; ils possèdent néanmoins des particularités qui autorisent à les considérer comme une variété particulière de neurones. C'est ainsi qu'ils manquent d'expansions protoplasmiques basilaires ou s'ils en possèdent, ce n'est qu'à titre exceptionnel ; chez l'homme toutefois (AZOULAY) ils sont un peu moins rares que chez le lapin ou le chien.

Les grains n'émettent pas, non plus, de tronc protoplasmique périphérique, en sorte que le bouquet terminal, né pour ainsi dire, avant terme, sort du corps même de la cellule. A cet égard, il faut excepter les grains les plus profonds qui sont, en même temps, les plus petits, ils présentent un véritable tronc dendritique périphérique, dépourvu, il est vrai, de branches et d'épines. Le bouquet protoplasmique ascendant, issu des grains, est couvert de duvet et de quelques varicosités ; ses rameaux remplissent toute la zone plexiforme et atteignent même parfois la surface libre.

Le cylindraxe des grains est fin et descendant ; il traverse d'abord la couche des cellules polymorphes, augmente d'épaisseur en arrivant à la couche moléculaire de la corne d'AMMON et se transforme tantôt au-dessus des grandes cellules pyramidales de cette corne, tantôt à leur niveau, en une fibre moussue horizontale.

Assez fréquemment, le cylindraxe se bifurque au-dessus des

grandes cellules pyramidales du hile ; chacune de ces branches marche alors en sens opposé ; l'une d'elle, ordinairement la plus mince, se porte vers le centre du hile, où elle se perd entre les corps et les troncs protoplasmiques des grosses cellules pyramidales ; l'autre, la plus épaisse, se dirige au contraire en dehors, c'est-à-dire vers la région antérieure de la corne d'AMMON.

Pendant son passage à travers la moitié inférieure de la couche des cellules polymorphes, le cylindraxe émet de fines collatérales, au nombre de quatre, cinq ou davantage ; ces branches flexueuses, variqueuses et épaissies quelques fois par de fortes granulations ou même ornées de véritables houppes, forment, dans la partie externe de la couche des cellules polymorphes, un plexus extrêmement dense, enveloppant de façon plus particulière les neurones qui s'y trouvent. Au-dessous de la couche des cellules polymorphes, le cylindraxe des grains émet très rarement des collatérales ; quand on en observe, on voit qu'elles rebroussent chemin vers cette couche, y pénètrent et participent au plexus formé par les autres collatérales.

Depuis la zone moléculaire de la corne d'AMMON, au niveau du hile, le cylindraxe des grains présente dans son parcours ultérieur un aspect variqueux, caractéristique.

Dans les préparations bien imprégnées du lapin âgé de 8 jours ou du cobaye nouveau-né, on voit aisément que ces varicosités sont des amas protoplasmiques triangulaires ou étoilés, dont les angles donnent naissance soit à des appendices diver-

gents, courts et épais, soit à des filaments ténus, assez longs et terminés par une nodosité. Cet aspect reproduit, en définitive, en traits peut être moins marqués celui découvert par RAMON Y CAJAL sur certaines fibres du cervelet, qu'il a dénommées "fibres moussues". Il faut ajouter que parfois un des filaments issu des varicosités de ces cylindraxes est assez long pour former une fibre, qui descend jusqu'à la partie inférieure du corps des grandes cellules pyramidales et s'y termine librement.

La terminaison des fibres moussues sur la Fascia dentata est un point contesté :
pour RAMON Y CAJAL ces fibres, sans exception, descendent jusqu'à la couche des grandes cellules pyramidales en conservant constamment leur individualité. Dans la région inférieure de la corne d'AMMON, elles se groupent en paquets et cheminent horizontalement soit entre les corps des cellules pyramidales, soit au-dessous de leurs bases, soit et de préférence, entre les "portions radicales" de leurs tiges protoplasmiques externes. Elles forment de la sorte un plexus extrêmement dense qui enserre les corps ou les "tiges dendritiques" des cellules pyramidales. Ce plexus s'étend au-delà du point où se trouve la Fimbria ; il se termine brusquement au moment où commencent les petites cellules pyramidales, i.e. à l'endroit où débute la région supérieure de la corne d'AMMON, car à ce niveau presque toutes les fibres moussues deviennent longitudinales.

Sur des coupes parallèles à la couche des grandes cellules pyramidales, on remarque que les fibres moussues ne se portent pas en ligne droite en avant ; elles serpentent, au contraire, et grandement, pour épouser les contours convexes ou irréguliers des cellules pyramidales ; de plus, elles ne passent

pas simplement sur les cellules ; elles s'encastrent bien plutôt dans les anfractuosités ou échancrures que présentent une partie du corps cellulaire et surtout le tronc protoplasmique ascendant.

Souvent les fibres moussues descendent jusqu'à l'alveus, en traçant des échelons successifs, puis rebroussant chemin, elles pénètrent dans la couche vacuolaire de la corne d'AMMON - située au-dessus des grandes cellules pyramidales et ainsi dénommée en raison des nombreux vides qu'y révèlent les préparations colorées au carmin ou à l'hématoxyline - où elles constituent le faisceau longitudinal décrit par SCHAFFER.

La terminaison de ces fibres semble se faire par des varicosités qui entrent en contact avec les corps et les tiges protoplasmiques des grandes cellules pyramidales.

Faisant appel à plusieurs arguments, dont le fait que les fibres moussues du cervelet, fort semblables à celles de la corne d'AMMON, sont des arborisations terminales, RAMON Y CAJAL avance que les fibres moussues constituent donc elles-mêmes l'arborisation terminale du cylindraxe des grains.

En conclusion, les grains de la Fascia Dentata possèdent, d'après les considérations précédentes, une physionomie propre qui les distingue des cellules pyramidales en général. Ce ne sont point des neurones à cylindraxe long comme celles-ci, mais des "corpuscules" spéciaux, dont le cylindraxe demi-long est chargé d'apporter au corps et à la tige protoplasmique des grandes cellules pyramidales les excitations qu'ils reçoivent

de la voie temporo-ammonique.

3 - Couche des cellules polymorphes.

Cette zone a été comparée par SCHAFFER à celle qui porte le même nom dans l'écorce cérébrale. Du côté périphérique, elle est bornée par la rangée la plus inférieure des grains, tandis que par son côté interne, elle touche et adhère intimement à la couche moléculaire ou plexiforme de l'extrémité amincie de la corne d'AMMON.

On peut subdiviser cette couche en trois étages : de dehors en dedans,

une couche limitante ou des cellules pyramidales
une couche moyenne ou plexiforme
et une couche profonde ou de cellules fusiformes.

a) Sous-zone limitante.

Elle renferme une série interrompue de neurones parmi lesquels on peut distinguer des cellules à cylindraxe ascendant et des cellules à cylindraxe descendant :

α) les cellules à cylindraxe ascendant découvertes par RAMON Y CAJAL possèdent des traits fort caractéristiques. Elles ont une forme pyramidale. Leur base se trouve enclavée externe de la couche des cellules polymorphes, tandis que leur corps et leur tronc protoplasmique externe sont placés entre les grains. Leur tige périphérique est volumineuse, presque lisse et pénètre perpendiculairement dans la couche des grains ; elle se divise dans cette couche, ou plus

haut encore, en deux ou plusieurs branches, divergeant à angle aigu, lisses d'abord, puis variqueuses à leur terminaison qui s'effectue dans la partie supérieure de la couche moléculaire.

Assez fréquemment, la tige protoplasmique se partage à son origine même en deux grosses branches ascendantes lisses, qui restent indivises jusqu'à leur extrémité terminale, en haut. Parfois ces deux branches prennent naissance sur le corps même de la cellule, à une certaine distance l'une de l'autre, le corps cellulaire n'a plus alors la forme pyramidale, mais un aspect plus ou moins étoilé.

Les prolongements dendritiques basilaires sont au nombre de trois ou davantage et procèdent souvent, l'une du milieu de la base cellulaire, les deux autres de chaque côté.

Ces expansions se distinguent par leur apparence fortement variqueuse et par leur briéveté relative. Elles se terminent dans la sous-zone limitante même ; l'expansion centrale peut cependant descendre plus bas.

Le cylindraxe naît rarement sur le corps cellulaire ; habituellement il provient soit d'un côté de la "tige dendritique" ascendante, soit du point où celle-ci parvient à la couche moléculaire. Pendant son ascension, le cylindraxe est mince et ne fournit pas de collatérales ; il grossit au contraire, en arrivant à la limite inférieure de la couche moléculaire, et se coude soudain pour courir horizontalement au-dessus des grains et sur un très grand espace.

Pendant leurs parcours horizontal, flexueux et souvent

très long, le cylindraxe ou ses branches de division émettent à angle droit de nombreuses collatérales descendantes. Celles-ci se divisent plusieurs fois et finissent par se résoudre en une multitude de ramuscules variqueux dont la terminaison libre s'engage dans les interstices de la zone des grains. Ces intervalles reçoivent aussi les rameaux de l'arborisation que cylindraxe et branches de division forment à leur extrémité terminale.

Les portions transversales des cylindraxes et les branches principales de leur division forment par leur entrelacement un plexus très compliqué dans le quart inférieur de la couche moléculaire ; c'est le plexus supra-granulaire. Les ramuscules terminaux des axones, de leurs branches et de leurs collatérales forment, en s'enchevêtrant dans la moitié ou les deux-tiers externes seulement de la couche des grains, un second plexus plus riche encore et beaucoup plus fin que le précédent ; c'est le plexus intergranulaire. Ce dernier est si dense sur les coupes bien imprégnées par les méthodes de COX et de GOLGI qu'il présente l'aspect d'un feutrage compact, creusé de cavités ovoïdes, où sont logés les corps des grains. A sa partie inférieure, le plexus intergranulaire est plus lâche et laisse échapper une multitude de filaments variqueux, qui descendent en ligne droite ou oblique et se terminent par un renflement.

Les cellules à cylindraxe ascendant de la sous-zone limitante possèdent une charpente neuro-fibrillaire abondante, que les coupes traitées par la méthode de l'argent réduit révèlent fort bien.

β) Les cellules à cylindraxe descendant sont beau-

coup plus rares et présentent un aspect étoilé ou fusiforme. Leur cylindraxe traverse les zones sous-jacentes pour se rendre à l'alveus.

b) Sous-zone plexiforme.

Trois espèces de neurones s'y trouvent irrégulièrement disséminés ; ce sont : des cellules à cylindraxe ascendant
des cellules à cylindraxe descendant
et enfin des neurones à cylindraxe court.

α) Les cellules à cylindraxe ascendant ont une forme. variable. Les corpuscules globuleux et à prolongements divergents dominent cependant. Les appendices protoplasmiques de ces divers neurones rayonnent en tous sens et se ramifient dans la sous-zone où ils ont pris naissance ;
l'un d'eux se rend habituellement à la couche moléculaire où il se bifurque à différentes hauteurs et engendre ainsi une arborisation étendue de ramuscules horizontaux. Les axones qui se bifurquent ou se ramifient dans le quart inférieur de la zone moléculaire, collaborent au plexus qui se trouve en ce point et peuvent même fournir des branches ascendantes au plexus intergranulaire.

β) Les cellules à cylindraxe descendant siègent dans toute la hauteur de la sous-zone flexiforme, mais surtout dans sa moitié inférieure. Elles sont étoilées ou fusiformes. Leurs expansions protoplasmiques très longues et duvetées cheminent d'ordinaire horizontalement et ne pénètrent jamais dans la couche des grains. Le cylindraxe, épais, descend presque en ligne droite jusqu'au hile et se continue par une fibre de l'alvéus
A son passage à travers la couche moléculaire située au-dessus

des grandes cellules pyramidales ammoniques, il émet une, deux ou trois collatérales fines, qui remontent jusqu'à la sous-zone plexiforme de la Fascia Dentata et s'y terminent par un modeste bouquet de ramuscules variqueux.

γ) Les cellules à cylindraxe court sont étoilées ; elles envoient leurs dendrites dans toutes les directions. Leur cylindraxe, dont l'orientation est variable, se résout en une multitude de branchilles variqueuses, qui contribuent à compliquer le plexus inter-cellulaire de la sous-zone plexiforme.

c) Sous-zone des cellules fusiformes.

C'est cette assise cellulaire qui forme la limite de la Fascia Dentata ; elle est donc, à sa partie inférieure, en relation étroite avec la couche moléculaire de la corne d'Ammon. On y trouve plusieurs types cellulaires :

* des cellules étoilées à cylindraxe descendant
* des cellules fusiformes à cylindraxe descendant
* et des cellules étoilées dont le cylindraxe court s'épanouit en une large arborisation.

α) Les cellules étoilées à cylindraxe descendant sont aplaties de haut en bas ; leurs dendrites très nombreuses et ramifiées restent surtout parallèles à la direction de la couche où elles se trouvent ; elles se décomposent dans la sous-zone plexiforme.

Le cylindraxe, épais, descend immédiatement à travers la couche moléculaire de la corne d'AMMON, lui fournit quelques collatérales récurrentes, puis chemine entre les grandes cellu-

les pyramidales ; après avoir traversé les couches sous-jacentes, il pénètre dans l'alveus.

β) Les cellules fusiformes à cylindraxe descendant ont une taille moyenne. Leurs pôles émettent des prolongements dendritiques d'abord simples, puis ramifiés, qui se perdent dans la sous-zone où ils ont pris naissance. Leur cylindraxe descend pour se mêler aux fibres de l'alveus. Il fournit, en passant, deux ou trois minces collatérales à la couche moléculaire ammonique.

γ) Les cellules étoilées à cylindraxe court affectent aussi la forme triangulaire. Ce corpuscule émet un appendice protoplasmique ascendant, terminé à la partie supérieure de la couche moléculaire. Son cylindraxe naît sur le côté du corps et ne tarde pas à se décomposer en nombreux ramuscules, tous consacrés à la sous-zone plexiforme.

4 - Fibres nerveuses de la couche moléculaire.

On constate dans cette assise la présence d'une multitude de fibres nerveuses, fines, plus ou moins horizontales et enchevêtrées en un plexus très dense. Les vides de ce plexus sont remplis par les expansions protoplasmiques des grains et par celles qui proviennent d'un certain nombre de neurones logés dans la couche des cellules polymorphes. Les fibres nerveuses sont, les unes, endogènes, les autres exogènes.

a) Les fibres endogènes procèdent :

- des ramuscules terminaux des cellules de la couche moléculaire elle-même

- des collatérales du cylindraxe appartenant à quelques grains déplacés.

- des branches terminales de l'axone issu des cellules à cylindraxe ascendant.

- des branches terminales de cylindraxes courts provenant de neurones de la couche des cellules polymorphes.

- des collatérales et terminales de la substance blanche de l'alveus.

b) Les fibres exogènes sont des fibres terminales de l'alveus et de la voie temporo-ammonique.

Ces deux types de fibres constituent ainsi un plexus extrêmement riche, qui "feutre" la couche plexiforme superficielle de la Fascia Dentata.

5 - Névroglie .

On trouve dans la Fascia Dentata deux sortes de cellules névrogliques, les unes étoilées, les autres fusiformes.

a) Les cellules étoilées habitent surtout la bordure externe de la couche moléculaire. SALA les a comparées à celles qui occupent la même zone dans l'écorce-type.

b) Les cellules fusiformes ou allongées gisent entre les grains mais plus particulièrement au-dessous d'eux et forment une ou deux rangées irrégulières. Ces corpuscules rappellent par leur forme et leur direction les éléments allongés que l'on observe dans la couche des cellules de PURKINJE du cervelet.

De ces corpuscules, les uns sont ovoïdes et possèdent une seule expansion périphérique ; en pénétrant dans la couche moléculaire, cette expansion se décompose en un bouquet de filaments très variqueux et couverts d'excroissances.

Les autres sont fusiformes ou triangulaires ; ils émettent à leur partie inférieure un ou deux appendices courts, épais et très variqueux, et à leur partie supérieure une tige qui se porte vers la surface et se ramifie en buisson.

La couche des cellules polymorphes de la Fascia Dentata et aussi les couches plus profondes appartenant à l'écorce de la portion amincie de la corne d'AMMON renferment, chez le lapin nouveau-né, ces mêmes cellules névrogliques allongées. Cela prouve que les cellules fusiformes de la couche des grains ne sont que des cellules épithéliales parties de l'alveus. D'ailleurs, ces corpuscules se comportent comme les autres à la périphérie ; ils envoient, en effet, un bouquet de fibrilles variqueuses et ascendantes à la couche moléculaire.

Les cellules névrogliques de la couche des grains perdent chez le lapin âgé de 19 jours le ou les appendices descendants ;

il ne reste plus que le corps et la tige périphérique dont l'aspect primitif est à peine modifié.

Quant aux cellules névrogliques fusiformes, elles semblent bien persister à l'âge adulte.

3. ACQUISITIONS PLUS RECENTES. SYSTEMATISATION ARCHITECTONIQUE.

Les travaux plus récents, s'ils ont conduit à la description de multiples champs architectoniques, dans l'Hippocampe, lui ont toutefois donné une unité histologique qui permet ainsi de l'opposer au reste du Rhinencéphale dont la structure est particulièrement hétérogène et de classification fort complexe.

Cette unité réside dans le fait qu'il s'agit essentiellement d'Allocortex archipallial ou archicortex (Filimonov)

- allocortex, c'est-à-dire un cortex caractérisé par l'existence de deux couches fondamentales= une superficielle dite moléculaire ou plexiforme et une profonde dite "des cellules pyramidales" qui repose directement sur la substance blanche et que l'on peut dissocier en deux sous-couches dites "des cellules pyramidales proprement dites" et "des cellules polymorphes".

- archipallial, c'est-à-dire né d'une plaque corticale particulière par sa structure et surtout par son origine, qui est, rappelons-le, le résultat d'une migration neuroblastique secondaire, survenant 2 à 3 semaines après celle qui donnera naissance à la plaque isocorticale, et constituant donc une couche sous-jacente par rapport à cette dernière là où elle

existait.

Puisqu'elle n'existait pas dans la région archipalliale, le cortex développé à partir de cette plaque profonde et particulière sera donc "incomplet".

A. Les vestiges précommissuraux et supra-commissuraux du limbe Hippocampique sont extrêmement réduits ; ils respectent la disposition bistratifiée caractéristique de l'archicortex, notamment dans l'indusium griseum, ils se continueraient en avant avec les circonvolutions olfactives médiane et commune fermant ainsi le limbe hippocampique, mais ceci est contesté par GASTAUT et LAMMERS.

B. Dans la partie rétrocommissurale du Limbe Hippocampique, on peut distinguer :

1) Dans l'Hippocampe ou Corne d'AMMON se retrouve l'aspect typique comportant deux couches cellulaires comprises entre deux couches fibrillaires. La couche fibrillaire superficielle tapisse la lèvre inférieure du sillon de l'Hippocampe ; dite couche moléculaire, elle comprend des fibres tangentielles qui proviennent du gyrus parahippocampi et circulent dans sa partir la plus superficielle (stratum moleculare) pour venir se terminer dans sa partie la plus profonde, non pas le stratum lacunosum comme on l'a cru longtemps, mais le stratum radiatum à la base des dendrites apicales de cellules pyramidales de la couche suivante.

Le corps cellulaire de celles-ci occupe le stratum Lucidum

leur dendrite apicale rejoint la couche moléculaire en constituant le stratum radiatum, tandis que leur axone basal traverse la couche cellulaire suivante, dite des cellules polymorphes, ou stratum oriens - habité par des cellules de MARTINOTTI qui envoient leurs longs axones ascendants dans la couche moléculaire - pour rejoindre la couche fibrillaire interne. Cette dernière ou alveus représente la substance blanche de la véritable circonvolution qu'est l'Hippocampe ; elle est constituée, en grande partie, par les axones, myélinisés des cellules pyramidales qui vont rejoindre la Fimbria.

En se basant sur la disposition, la morphologie et les connexions des cellules pyramidales, de nombreux auteurs ont subdivisé l'Hippocampe en un certain nombre de champs, lames ou secteurs dont la vascularisation et la vulnérabilité aux agressions varient de l'un à l'autre.

Sur une coupe de la Corne d'AMMON perpendiculaire à son axe, nous avons vu que RAMON Y CAJAL distinguait seulement deux parties : une "supérieure", continuant directement le subiculum et partiellement recouverte par l'épendyme du ventricule latéral ; une "inférieure", s'enfonçant en coin dans le gyrus dentatus.

DOINIKOV en 1908 inversait les dénominations et qualifiait de "lame terminale" l'extrémité de la lame "supérieure" qui s'enfonce dans le gyrus Dentatus.

LORENTE de NO en 1935 distingue 4 champs ammoniens dont CA_1 répond à peu près à la lame inférieure de DOINIKOV, CA_2, CA_3

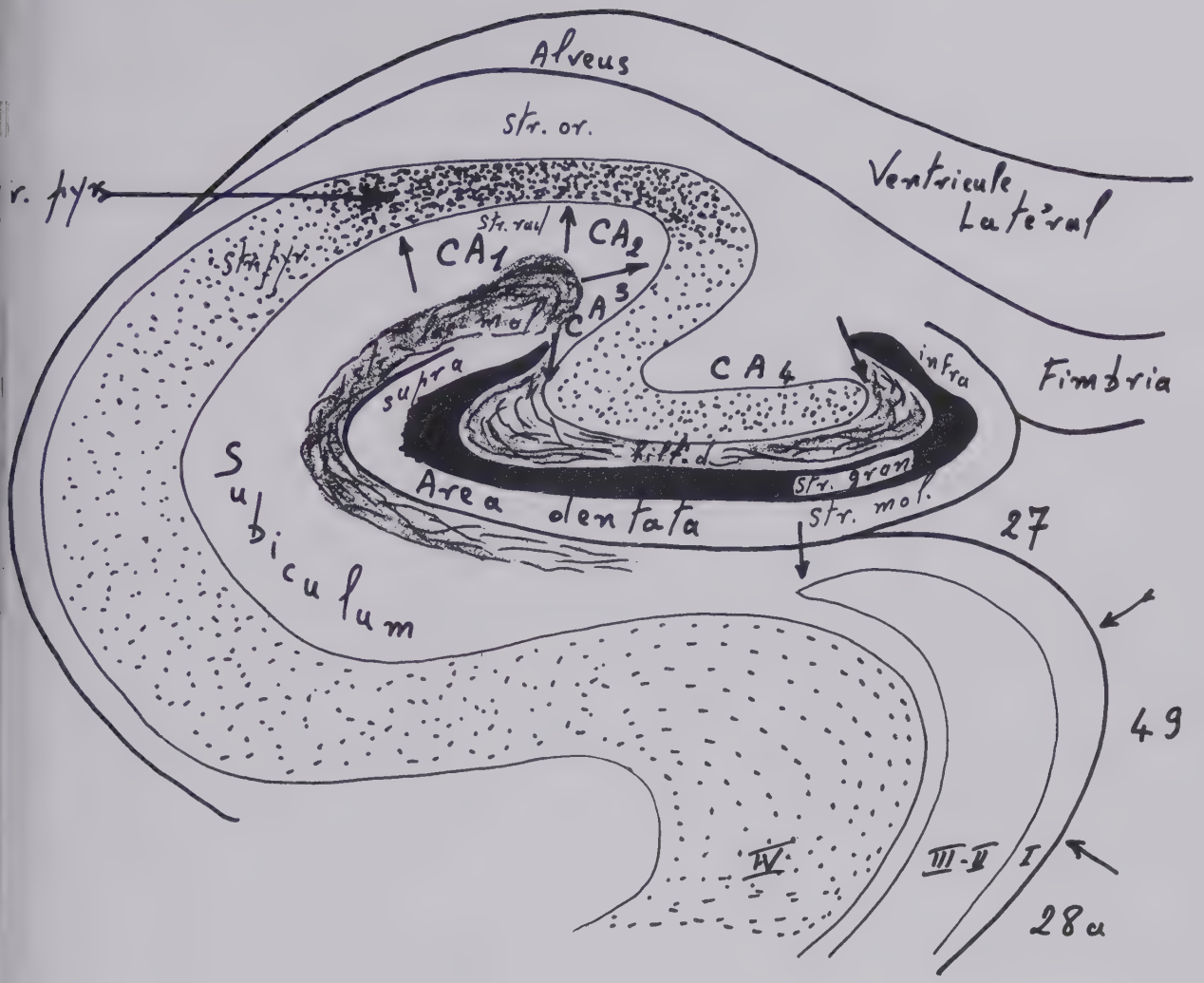


Fig. 15. Région hippocampique du Singe Rhésus sur une coupe horizontale montrant les différentes couches de la Formation Hippocampique et du Gyrus Dentatus.

A partir d'une photographie de cette coupe colorée au Nissl et grossie 20 fois, on a dessiné les couches et les secteurs suivant la systématisation de LORENTE de NO

Abréviations : 28a = Aire entorhinale ; hilf. d = hilus fasciae dentatae ; 49 = Parasubiculum ; 27 = Presubiculum ; Str. gran = Stratum granulosum ; Str. lac-mol = Stratum lacunosum-moleculare. Str. mol = Stratum moleculare ; St. or. = Stratum oriens. ; Str. pyr. = Stratum pyramidale ; Str. rad = Stratum radiatum ; Supra & Infra = Bords supra- et infra-pyramidal du Stratum granulosum.

Les chiffres romains renvoient aux couches des aires corticales 27, 49 et 28a.

à la lame supérieure et CA_4 à la lame terminale.

Enfin ROSE distingue également 4 champs hippocampiens dont H_1 répond au Prosubiculum et à CA_1
H_2 à CA_2
H_3 à CA_3
H_4 et H_5 à CA_4 i.e à la lame terminale

SOMMER, dès 1880, individualisait le secteur intra-ventriculaire ou sous-épendymaire qui porte son nom caractérisé par sa vulnérabilité et correspondant à peu près au champ H_1 s'opposant à un secteur particulièrement résistant dit de SPIELMAYER correspondant au champ H_2 et accessoirement au champ H_3, les champs H_4 et H_5 (lame terminale) étant de résistance intermédiaire.

Ces différences de résistance seront illustrées au chapitre de la vascularisation.

2) Le Subiculum Hippocampi se continue directement avec l'Hippocampe dont il respecte la structure, ce qui lui a valu d'être considéré comme un équivalent extra-ventriculaire de la corne d'AMMON.

Des différences architectoniques minimes permettent de distinguer deux subrégions dans le Subiculum : le Subiculum stricto sensu et en dehors de lui le Prosubiculum qui se continue avec le secteur H_1 de la Corne d'AMMON.

Le Praesubiculum et le Parasubiculum, au contraire, n'ap-

partiennent pas au Subiculum, mais en dehors de lui, au Gyrus Parahippocampi, ces zones étant constituées

d'un périarchicortex pour la première,

d'un juxtarchicortex pour la deuxième.

3) Le Gyrus Dentatus

présente lui aussi la même structure que l'Hippocampe à ceci près que les cellules pyramidales, plus petites, y prennent le nom de cellules en grains.et que leurs axones vont faire synapse avec les cellules de la couche pyramidale de l'Hippocampe au lieu de rejoindre directement l'alveus.

4) Le Gyrus intra-limbicus et le Gyrus fasciolaris ont eux aussi la même structure que l'Hippocampe propre mais la disposition des couches y est inversée, ce qu'il est aisé d'appréhender sur une coupe vertico-frontale où l'on voit la corne d'AMMON se continuer sans transition avec le Gyrus fasciolaris, au-dessous de la Fimbria.

C'est la raison pour laquelle Gyrus intra-limbicus et Gyrus fasciolaris sont souvent considérés comme une partie extra-ventriculaire de la Corne d'AMMON et constitués par de "l'Hippocampe inverti".

Au total, l'analogie structurale des principales parties de la portion rétro-commissurale du limbe Hippocampique est mise en évidence dans le tableau suivant :

Subiculum	Hippocampus	Gyrus Dentatus
Couche moléculaire	Couche moléculaire subdivisée en : stratum moleculare stratum lacunosum	Couche moléculaire
Couche des cellules pyramidales	Couche des cellules pyramidales subdivisée en : stratum radiatum stratum lucidum	Couche des grains
Couche des cellules polymorphes	Couche des cellules polymorphes ou stratum oriens	Couche des cellules polymorphes
Substance blanche	Alveus	

VI. CONNEXIONS

1. Afférences.

Parmi les 4 systèmes d'afférences décrites en 1911 par RAMON Y CAJAL à l'aide de la méthode de GOLGI, 2 n'ont pas été confirmées par les travaux plus modernes :

1) Le Cingulum
se termine dans la région présubiculaire et subiculaire sans atteindre l'hippocampe proprement dit.

2) Le Fornix dorsal
Il ne semble pas que des fibres venues des régions septales, parolfactives et limbiques empruntant la strie médiane de LANCISI et parcourant la face dorsale du Corps Calleux atteignent la corne d'AMMON.

3) Trois voies sont actuellement retenues :

α) La voie temporo-ammonienne directe (ou para-hippocampo-hippocampienne directe). Venues du Cortex piriforme ipsilatéral, ces fibres se distinguent en deux faisceaux

- le faisceau perforant,

le plus important, provient de la partie antéro-latérale de l'aire entorhinale.

(Champs A et B de LORENTE de NO)
et de l'aire présubiculaire ; il traverse la substance blanche de la circonvolution para hippocampique pour aboutir sous le Subiculum hippocampi qu'elles "perforent" pour rejoindre ses couches superficielles.

Elles se terminent dans les couches superficielles des champs H_2 et H_3 de la corne d'AMMON et dans le gyrus dentatus. Elles font synapse avec les dendrites apicales.

1. des cellules pyramidales ammoniennes, qui envoient leurs axones dans l'Alveus, puis la Fimbria
2. des cellules granulaires "dentatiques" dont les axones rejoignent les pyramidales ammoniennes.

= le faisceau alvéaire
provient de la partie la plus interne de la région entorhinale (Champ C de LORENTE de NO).

Ses fibres rejoignent directement l'alveus de la corne d'AMMON sans "perforer" le subiculum ; elles font synapse avec les cellules pyramidales du champ H_1 de la corne d'AMMON dont les axones rejoignent à leur tour l'alveus, puis la Fimbria.

β) La voie temporo-ammonienne croisée (ou parahippocampo-hippocampienne croisée). De la région entorhinale du côté opposé, ces fibres circulent avec des fibres commissurales dans un faisceau occupant l'angle du Subiculum et ainsi dénommé faisceau angulaire par RAMON Y CAJAL. Ce faisceau croise la ligne médiane au-dessous du bourrelet du Corps Calleux en formant

la plus grande partie du "Psalterium dorsale".

γ) La voie septo-ammonienne. (ou septo-hippocampienne). Du noyau médial du Septum et d'une partie du noyau de la Bandelette diagonale de BROCA partent ces fibres à destination hippocampique en circulant d'avant en arrière dans le Fornix. Elles se termineraient dans le hile du Gyrus Dentatus en faisant synapse avec les cellulaires granulaires de cette formation.

2. Efferences.

1) Efférences du Gyrus Dentatus.

Les cellules en grains de cette formation envoient leurs axones dans la corne d'AMMON s'articuler avec les cellules pyramidales. Le Gyrus Dentatus peut être considéré comme un simple relais placé entre le gyrus parahippocampi et la région olfacto-septale d'une part,
la corne d'AMMON et son système fornicien d'autre part. Il ne se présente pas comme une structure effectrice, mais plutôt comme un système intégrateur, placé en "dérivation" sur le système effecteur de la Corne d'AMMON dont il "renforce" l'action.

2) Efférences de la Corne d'AMMON : le Fornix

α) Fibres hippocampo-entorhinales
provenant de tout l'archipallium rétro-commissural et rejoignant dans la région entorhinale des neurones qui envoient leurs

axones dans la strie médullaire
vers le ganglion de l'Habenula
et le Tegmentum mesencephali.

β) Mais surtout les axones des cellules pyramidales qui s'étalent d'abord sur la surface ventriculaire de la Corne d'AMMON, où ils forment l'alveus, avant de venir se collecter dans la Fimbria, puis le Fornix.

Le nombre des fibres du Fornix a été évalué à plus de 2 millions chez l'homme par DAITZ, ce qui constitue une voie plus importante que le Faisceau Pyramidal dont LASSEK a montré qu'il était constitué d'un nombre de fibres nettement moins grand.
5 contingents de Fibres trigonales ont pu être décrits :

1. Contingent précommissural
   * fibres ammono-septales se distribuant aux Noyaux Septaux Médian et Latéral ne décussent pas devant la commissure blanche antérieure
   * Fibres tempora-septales

Ne viennent pas de l'hippocampe, mais de la pointe du lobe temporal et se terminent dans les Noyaux septaux latéraux ipsi- et contro-latéraux.

2. Contingent post-commissural
   * Fibres ammono-mammillaires pour le Noyau Mammillaire médian

et ce suivant une stratification parallèle à son grand axe.
POWELL et collaborateurs ont remarqué qu'il existait chez l'homme deux fois plus de fibres forniciennes que de cellules mammillaires.

* Fibres ammono-hypothalamiques pour toute la région hypothalamique

* Fibres ammono-tegmentales d'existence discutée. Elles s'entremêleraient dans leur cheminement caudal avec les fibres du pédoncule mamillaire.

3. Contingent ammono-habénulaire lui aussi d'existence discutée., il quitterait le Fornix à hauteur du trou de MONRO pour rejoindre la strie médullaire et gagner avec elle le noyau médian du Ganglion de l'Habenula.

4. Contingent ammono-thalamique, récemment décrit par NAUTA et GUILLERY en 1956. Fibres destinées à la partie ventro-médiane du Noyau thalamique antéro-ventral et au pôle antérieur du Noyau antéro-médian. Il faut de toute façon souligner que les Noyaux antérieurs du Thalamus sont doublement reliés à l'hippocampe.

1) par la voie directe des fibres ammono-thalamiques du Fornix

2) par la voie indirecte des faisceaux ammono-mammillaire et mammillo-thalamique. Ces deux voies sont d'égale importance et il existe autant de fibres directes ammono-thalamiques que de fibres indirectes ammono-mammillo-thalamiques.

5. Le contingent ammono-ammonien du Fornix relie les deux cornes d'AMMON.

C. Fibres hippocampiques commissurales.

Les deux cornes d'AMMON sont reliées entre elles par des

fibres qui constituent la commissure fornicienne ou commissure hippocampique, dite encore Psalterium ou Lyre de DAVID.

Il existe une projection point par point et parfaitement symétrique entre les champs CA_1 et CA_3 des deux cornes d'AMMON, projections qui se font par l'intermédiaire du seul psalterium ventral, dont la section suffit à supprimer les potentiels évoqués inter-ammoniens dans le Psalterium.

Il existe aussi des fibres commissurales inter-dentatiques, inter-subiculaires, inter-présubiculaires et inter-entorhinales.

Enfin, d'après BLACKSTAD, des fibres non commissurales existeraient dans le Psalterium, réalisant un système d'association archicortical entre toutes les aires corticales voisines.

LEGENDE Figure 16

Afférences : ←→→→→→→→→<

1 - Voie temporo-ammonienne directe
2 - Voie temporo-ammonienne croisée (Faisceau angulaire de RAMON Y CAJAL)
3 - Voie septo-ammonienne

Efférences : .→.→.

a - Fibres hippocampo-entorhinales
b - Fibres ammono-septales
c - Fibres ammono-mamillaires
d - Fibres ammono-hypothalamiques
e - Fibres ammono-tegmentales (?)
f - Fibres ammono-habénulaires (?)
g - Fibres ammono-thalamiques
h - Fibres ammono-ammoniennes

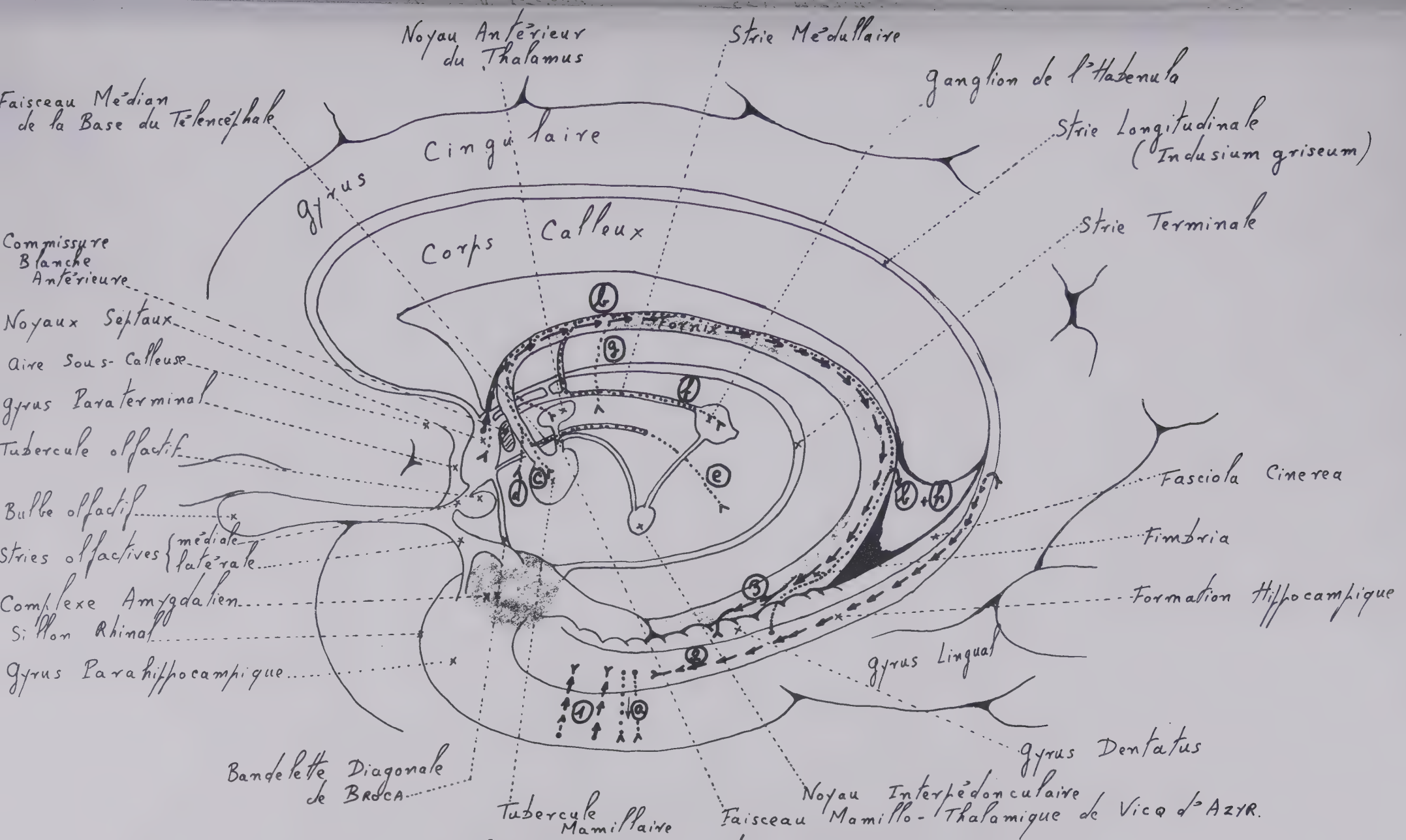


Fig. 16 - AFFÉRENCES et EFFÉRENCES de la CORNE d'AMMON

sur une vue diagrammatique médiale de l'Hémisphère Droit

(d'après TRUEX & CARPENTER, modifié de KRIEG)

VII. VASCULARISATION

Deux artères essentielles interviennent dans la vascularisation de l'hippocampe ventral :

* l'artère choroïdienne antérieure qui irrigue particulièrement la Bandelette Diagonale de BROCA et, par l'intermédiaire d'un pédicule artériel spécial, l'uncus et l'amygdale, mais parfois aussi la partie la plus ventrale de la corne d'AMMON.

* L'artère cérébrale postérieure qui irrigue la circonvolution temporale inférieure, le gyrus fusiforme et le gyrus para-hippocampi à l'exception de l'uncus, mais surtout la corne d'AMMON et le Gyrus Dentatus.

La vascularisation particulière de l'hippocampe semble en cause dans la vulnérabilité élective des cellules pyramidales de la corne d'AMMON, et plus particulièrement du secteur de SOMMER, au cours de certaines conditions pathologiques.

NILGES a montré en 1944 que

1) les Mammifères non-placentaires tels l'opossum, qui possèdent un limbe hippocampique complet et très développé ont une vascularisation hippocampique double :

à partir de la cérébrale antérieure
et à partir de la cérébrale postérieure,
les deux territoires vasculaires étant anastomosés à plein canal.

2) chez les Mammifères placentaires dont la partie antérieure du limbe hippocampique est réduite à des vestiges, l'irrigation de cette région n'est plus assurée que par quelques artérioles venant de l'artère cérébrale antérieure. Par contre, la partie postérieure rétro-commissurale du Limbe dépend uniquement de l'artère cérébrale postérieure. Cette artère, ou celle de ses branches qui est destinée à la formation hippocampique rétro-commissurale, circule le long du sillon de l'hippocampe et fournit des collatérales qui se détachent à angle droit comme les dents d'un rateau.

De ces collatérales naissent 3 sortes de branches terminales, il faut le souligner, qui se dirigent
- en dehors vers le gyrus parahippocampi
- en dedans vers le gyrus Dentatus
et la Fimbria
- en profondeur vers le fond du sillon de l'hippocampe.

Les branches profondes constituent les artères "septales" qui vont irriguer la corne d'AMMON et la partie adjacente du subiculum ; elles sont plus volumineuses, plus courtes, et plus rapprochées vers l'extrémité ventrale de la corne d'AMMON qui est donc la mieux irriguée.

USHIMURA décrit, chez l'Homme, dès 1928, 2 sortes de branches à l'artère cérébrale postérieure qui circule parallèlement au

sillon de l'hippocampe.

1) des branches externes qui se distribuent, de dedans en dehors :

au gyrus para hippocampi
au gyrus fusiforme
et au gyrus temporal inférieur

2) des branches internes destinées à l'ensemble de la Formation hippocampique et qui se partagent, peu après leur origine, en deux sortes de rameaux :

a) des rameaux longs qui pénètrent dans le Sillon de l'hippocampe et vont se distribuer à la corne d'AMMON et au Subiculum.

b) des rameaux courts qui pénètrent dans le Sillon fimbrio-dentatique et vont irriguer le gyrus dentatus.

GASTAUT précise de son côté que :

1) les artères longues d'USHIMURA se distribuent ventralement au Subiculum
et aux champs $H_1 + H_2 + H_3$ de ROSE,
dorsalement au Gyrus Dentatus.

2) que les artères courtes d'USHIMURA se partagent en deux petits vaisseaux dont l'un se distribue aux champs $H_2 + H_3$ de ROSE et l'autre aux champs $H_4 + H_5$ et au Gyrus Dentatus. De

cette disposition anatomique, GASTAUT tire une ingénieuse théorie pathogénique des scléroses ammoniennes, d'origine vasculaire et de disposition si particulière :

Le secteur intra-ventriculaire de SOMMER, champ H_1, serait ainsi une région particulièrement fragile et exposée à l'ischémie, car vascularisé par les artères longues d'USHIMURA qui sont perpendiculaires dans leur trajet aux forces exercées par une hypertension intra-crânienne et donc facilement écrasées

le champ H_2, secteur résistant de SPIELMEYER étant vascularisé par les artères courtes d'USHIMURA dont le trajet est ascendant et qui sont donc beaucoup moins exposées à être comprimées lors d'une hypertension intra-crânienne.

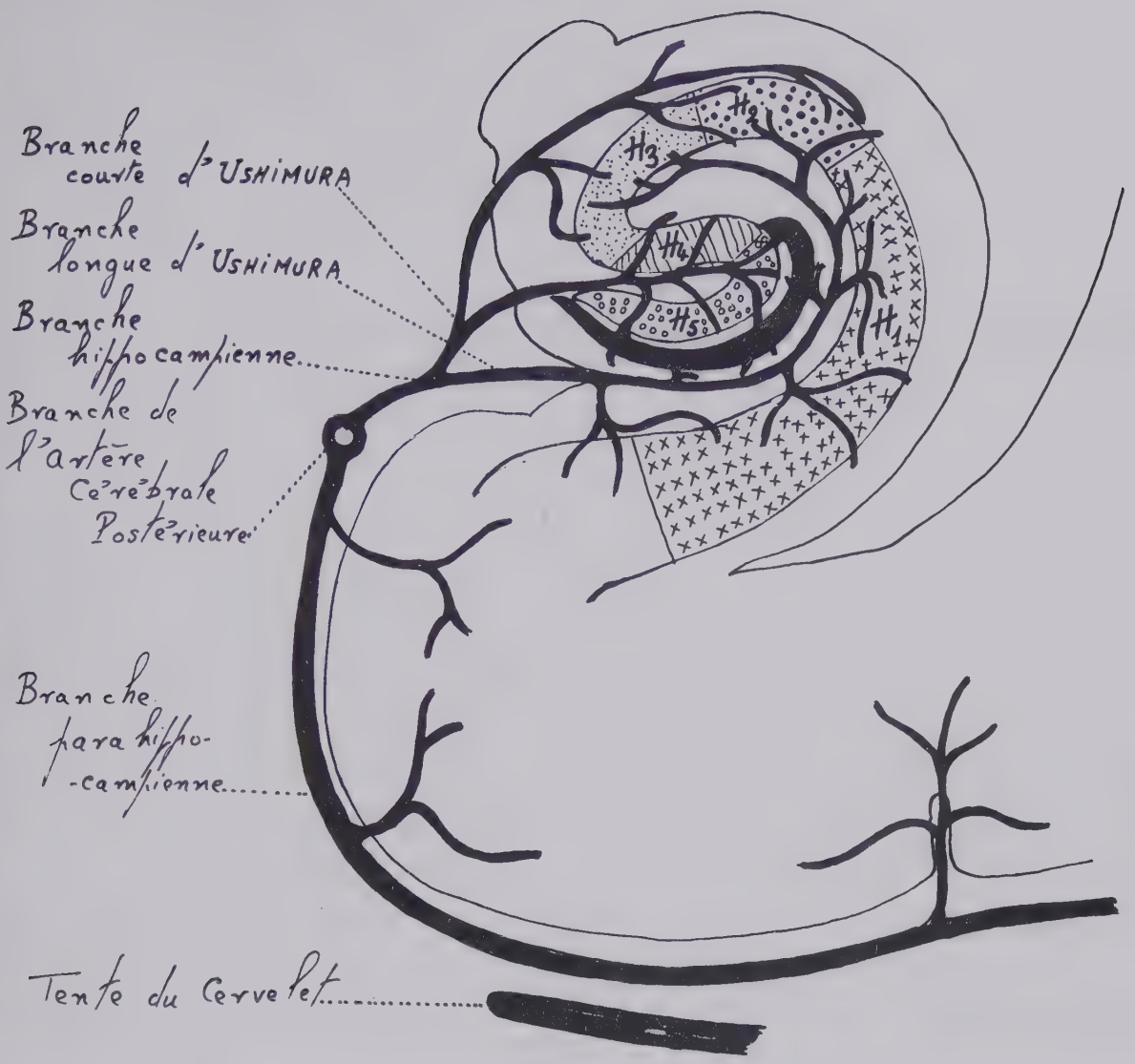


Fig. 17. Vascularisation de l'Hippocampe suivant USHIMURA, revue par GASTAUT

Description des différents champs (de H_1 à H_5) par ROSE

H_5

H_4

H_3 } = Secteur résistant de SPIELMAYER

H_2 }

H_1 = Secteur de SOMMER "Fragile"

VIII. PHYSIOLOGIE NORMALE ET PATHOLOGIQUE DE L'HIPPOCAMPE

Plan de ce chapître.

1. Physiologie normale.
   1. Etude électro-physiologique
      A. L'activité électrique propre à l'hippocampe
         Ses variations suivant l'état de vigilance
         1. L'activité hippocampique spontanée
         2. au cours des variations spontanées de la vigilance
         3. La réaction d'éveil hippocampique
      B. Les modifications de l'activité hippocampique sous des influences pharmacologiques ou endocriniennes
      C. Les potentiels évoqués hippocampiques
         1. Les potentiels évoqués sensitivo-sensoriels
         2. Problèmes posés par les potentiels évoqués
         3. En conclusion
   2. Ablation de l'hippocampe
      A. Le rôle de l'olfaction dans l'hippocampe
      B. Participation hippocampique à certains comportements
      C. En conclusion.

3. Stimulation de l'hippocampe

A. Les post-décharges hippocampiques

1. Caractères généraux
2. Propagation
3. Participation de l'hippocampe aux post-décharges d'origine extra-ammonique
4. En conclusion

B. Les modifications du comportement provoquées par la stimulation hippocampique

1. Les réactions de l'animal
   a) modifications végétatives
   b) modifications motrices
   c) altération profonde de la vigilance
   d) réactions émotionnelles
2. Chez l'homme

C. En conclusion ...

4. Conclusions générales

A. Caractères propres à l'hippocampe

1. Sur le plan électrique
2. Centre associatif
3. Rôle dans les processus d'intégration supérieure

B. Place de l'hippocampe dans l'organisation générale du cerveau

1. Circuit de PAPEZ
2. Le rhinencéphale
3. Les différentes parties de celui-ci

4. Multiplicité de ses connexions
5. Relations avec l'ensemble des centres sous-corticaux et théorie de YAKOVLEV

II - Physiopathologie.

1. Constatations anatomiques
   A. Chez les épileptiques
   B. Dans les troubles mentaux.

2. Constatations électrographiques
   A. Dans l'épilepsie
   B. Dans les troubles mentaux

3. Rôle physiopathologique de la corne d'AMMON
   A. Son rôle dans l'épilepsie
      1. Epilepsie généralisée
      2. Epilepsies psycho-motrices
      3. Epilepsie ammonique fonctionnelle

   B. Son rôle en Psychiatrie

Physiologie normale et Pathologie.

Les études récentes ont confirmé que cette structure, comme y a insisté BRODAL dès 1947, n'a que peu de rapports avec les mécanismes de l'olfaction et qu'elle dessert, au contraire, des fonctions plus générales et plus globales, ce qui souligne d'emblée la difficulté d'isoler précisément les seules fonctions qui lui sont imparties.

L'hippocampe possède une individualité anatomique très précise, étant formé de deux circonvolutions étroitement liées : la corne d'AMMON et le Gyrus Dentatus. Sa structure cytoarchitectonique lui confère un caractère effecteur.

Ses liaisons anatomiques extrêmement riches se font avec les centres diencéphaliques intéressés dans la plupart des mécanismes intégrateurs.

Physiologie normale.

1. Etude électro-physiologique.

A. L'activité électrique propre de l'hippocampe. Ses variations suivant l'état de vigilance.

1) L'activité hippocampique spontanée de l'animal non anesthésié est caractérisée par des ondes de grandes amplitudes rapides et lentes ; elle est très différente de celle du néocortex.

2) Au cours des variations spontanées de la vigilance, d'importantes modifications sont observées :

- l'endormissement se marque par la disparition de la synchronisation hippocampique (lorsque celle-ci existait auparavant) et à l'opposé, par une synchronisation de l'activité corticale et réticulaire, sous la forme habituelle de "spindles" (1) et d'ondes lentes.

Assez souvent la désynchronisation hippocampique précède la synchronisation corticale.

- Dans le sommeil profond, les différences entre l'activité du Cortex d'une part et celle de l'hippocampe d'autre part, s'atténuent.

- Au réveil, l'opposition entre les activités du Cortex et de l'hippocampe réapparaît : la désynchronisation corticale est associée à une synchronisation hippocampique.

3) La réaction d'éveil hippocampique.

La synchronisation ammonique accompagnant l'éveil de l'animal est beaucoup plus marquée lorsque l'éveil est provoqué.

* soit par des stimuli sensitivo-sensoriels
* soit par stimulation électrique réticulaire ou amygdalienne

* Les stimuli sensoriels entraînent habituellement chez l'animal au repos une synchronisation hippocampique de courte

---

(1) = i.e de fuseaux.

durée. Toutefois cet effet dépend en grande partie de la nature du stimulus et surtout de sa signification pour l'animal ; les stimuli nociceptifs, à caractère brutal et surtout à caractère affectif ont un effet très net.

* La stimulation électrique réticulaire provoque la synchronisation hippocampique accompagnant l'éveil de l'animal.

Les modifications de l'activité électrique de l'hippocampe suivant l'état de vigilance, sont donc très différentes de celles des autres structures. La synchronisation hippocampique s'oppose à la désynchronisation corticale et à l'activation amygdalienne de la réaction d'éveil spontanée ou provoquée.

B - Les modifications de l'activité hippocampique sous des influences pharmacologiques ou endocriniennes.

Alors que sous l'effet des barbituriques apparaissent sur le cortex des bouffées d'activité de 8 à 12 c/s, caractéristiques de l'anesthésie légère, dans l'hippocampe on note simplement une accentuation des rythmes rapides.

- Les substances cholinergiques provoquent d'importantes modifications de l'activité hippocampique.

- Parmi les substances ayant une action sur le comportement,

la Bulbocapnine produit une dépression du tracé ammonique
la Réserpine n'a que peu d'effets sur celui-ci ou entraîne une synchronisation

- Le LSD $_{25}$ modifie peu l'activité hippocampique, alors qu'il provoque, à fortes doses, des bouffées d'activité lente au niveau du cortex.

- Toutefois, les surcharges oestrogéniques ou androgéniques provoquent parfois des décharges ammoniques spontanées.

C. Les potentiels évoqués hippocampiques.

1. Potentiels évoqués sensitivo-sensoriels

a) Après une stimulation du bulbe olfactif des réponses hippocampiques nettes ont pu être obtenues, mais avec de longs temps de latence, suggérant une conduction hautement multisynaptique.

b) Le son, la lumière, la stimulation sciatique permettent d'obtenir des potentiels évoqués hippocampiques. GREEN & ADEY ont montré que les réponses hippocampiques à une stimulation somato-sensitive ont un temps de latence différent suivant l'organe sensoriel stimulé, et fait essentiel, variable, parfois plus court, parfois plus long que la réponse corticale, ce qui suggère que les voies de transmission ne sont pas toujours les mêmes.

II. Il existe de nombreuses discordances entre les divers résultats, ce qui peut être attribué à la diversité des techniques utilisées.

Toutefois, l'ensemble des auteurs souligne le fait suivant:

quel que soit le type de stimulation, la réponse est inconstante et très labile. Elle est liée à l'état général de l'animal, aux circonstances d'environnement et au "caractère affectif" du stimulus.

La réponse ammonique, de toute façon, semble bien n'être qu'un élément dans un ensemble rhinencéphalique comprenant aussi les noyaux septaux, l'amygdale et le gyrus cingulaire.

En conclusion, l'étude électrophysiologique de l'hippocampe montre, que, conjointement à sa spécificité architectonique, cette structure présente une activité électrique particulière aussi bien différente de celle du néo-cortex que des autres régions du Rhinencéphale. Cette activité électrique est influencée au plus haut point par un ensemble d'afférences sensitivo-sensorielles se traduisant

soit par des potentiels évoqués

soit par des modifications électriques plus globales (synchronisation).

Cette convergence d'influx confère à la corne d'AMMON un caractère associatif certain.

Enfin, les variations électriques suivant l'état de vigilance méritent d'être soulignées. (cf. infra)

2. L'Ablation de l'hippocampe.

Il faut souligner d'emblée les incertitudes rencontrées dans de telles expériences d'ablation. Les difficultés d'abord de

la corne d'AMMON, obligent à enlever en même temps d'autres formations corticales ou sous-corticales voisines de grande importance fonctionnelle.

A. Le rôle de l'hippocampe dans l'olfaction doit être complètement rejeté puisque l'extirpation totale de la corne d'AMMON et des structures adjacentes n'entraîne jamais de troubles olfactifs.

Les réflexes conditionnés olfactifs du chien étant même complètement conservés après destruction complètes des deux hippocampes et section du Fornix, comme l'a démontré ALLEN en 1941.

B. Participation de l'hippocampe à certains comportements instinctifs ou émotionnels.

1. Dès 1939, KLÜVER et BUCY décrivent après lobectomie temporale bilatérale chez le singe un syndrome complexe avec
cécité psychique
"hypermétamorphosis" (1)
tendance orale à l'examen des objets
réduction des réactions de colère et de crainte et augmentation de l'activité sexuelle.

BARD & MOUNTCASTLE en 1948 notèrent qu'après ablation bilatérale de la formation ammonique et d'une partie du cortex superficiel chez le chat apparaissait une augmentation des réactions de plaisir.

---

(1) i.e. une tendance très accusée à réagir à tout stimulus visuel

II - Des expériences plus récentes et plus localisées aboutirent pourtant à des résultats contradictoires :

ROTHFIELD & HARMAN en 1954 observèrent une diminution du seuil des réactions de rage après hippocampectomie bilatérale chez le chat.

SIMPSON en 1952 avait, à l'opposé, noté fortuitement chez un singe un "adoucissement" de l'humeur après lésion d'une seule corne d'AMMON.

Chez l'homme, l'ablation de la corne d'AMMON pratiquée couramment au cours des lobectomies temporales unilatérales ne semble pas non plus entraîner de modifications importantes comme celles liées à la suppression d'un foyer épileptogène temporal, et n'a été suivie qu'exceptionnellement d'un syndrome comparable au syndrome de KLÜVER & BUCY.

C. En conclusion, les expériences d'ablation de l'hippocampe mettent en lumière plusieurs faits :

1) l'absence de troubles moteurs, viscéraux ou sensoriels importants, notamment l'absence complète de perturbation olfactive. Les seules modifications étant comportementales.

2) Ces modifications comportementales sont inconstantes et nuancées, parfois même divergentes : une plus grande docilité des animaux est généralement notée, mais certains auteurs ont provoqué au contraire des réactions de rage ; ces divergences pouvant s'expliquer par la grande part de subjectivité des au-

teurs dans la descciption des troubles mineurs du comportement des animaux d'expérience,
par la diversité des techniques,
par les différences individuelles, génétiques ou acquises, c'est-à-dire de dressage.

3) Les résultats de l'hippocampectomie, qui ne peut être totale sont légers et inconstants et s'opposent à ceux de l'exérèse amygdalienne ; il s'agit seulement de troubles minimes du comportement émotionnel.

Ces faits soulignent encore le caractère intégratif de la corne d'AMMON.

3. Stimulation de l'Hippocampe.

Deux faits principaux ressortent des très nombreuses expériences de stimulation.

1) La réactivité exceptionnelle de la corne d'AMMON qui présente une tendance marquée aux post-décharges de propagation très large.

2) Les troubles du comportement consécutifs à la stimulation hippocampique.

A - Les post-décharges hippocampiques.

1) Caractères généraux.

Le seuil de ces post-décharges est extrêmement bas. La sim-

ple piqûre de la corne d'AMMON ou le déplacement à l'intérieur de l'hippocampe d'une fine électrode suffit à y provoquer des décharges électriques de longue durée pouvant se propager à des vastes régions du cerveau.

Dès 1936, GIBBS & GIBBS remarquaient que les structures temporo-basales étaient celles dont le seuil est le plus bas de tout le cortex.

Il ne semble pas exister de types spécifiques de décharges hippocampiques, toutefois PASSOUANT & CADILHAC insistent sur :
- les décharges très rapides en fuseau (45 à 60 c/sec)
- les pointes-ondes rythmiques
- l'amplitude très grande de ces décharges
- leur durée, parfois très prolongée (plusieurs dizaine de minutes)

2) Propagation.
- généralement les deux hippocampes sont intéressés simultanément, la voie de transmission étant le psalterium.
- la propagation peut être sous-corticale, intéressant alors le système ammonique en totalité (Fornix, corps mammillaire, septum) ; il s'agit d'une décharge propagée et non auto-entretenue .

Mais l'hypothalamus, le thalamus (noyau antérieur, noyaux médians et intra-laminaires), le noyau caudé et le Striatum peuvent aussi être intéressés.

Enfin, chez l'homme, on a pu constater leur diffusion
à la région amygdalienne
au gyrus cingulaire

à l'Insula
au cortex temporal latéral et temporo-occipital
à la région fronto-basale.

Ainsi cette diffusion déborde largement le cadre des structures dont les relations anatomiques avec la corne d'AMMON sont connues,
les voies de propagation de ces décharges n'étant pas clairement élucidées.

3) Participation de l'hippocampe aux post-décharges d'origine extra-ammonique.

La stimulation temporale donne très souvent naissance à une activité convulsive propagée à l'hippocampe, ce qui confirme les données de la neuronographie strychnique.

Après électrochocs transcraniens, suivis ou non de convulsions motrices, on note que l'hippocampe est tout spécialement intéressé par la décharge. Il est même possible de n'obtenir après électrochocs, qu'une crise hippocampique localisée.

Sous l'effet du Cardiazol, les crises généralisées débutent au Cortex, mais sur l'hippocampe les pointes sont plus rapides, plus serrées, s'y prolongent plus longtemps qu'au cortex.

4) En conclusion, plusieurs points peuvent être dégagés :

- la réactivité électrique de l'hippocampe est extrême et se traduit par des post-décharges d'amplitude et de durée con-

sidérables.

- les post-décharges se propagent de façon très large à un ensemble de structures intéressées dans les processus d'intégration viscéro-somatique ou qui règlent le fonctionnement global du cerveau.

- la corne d'AMMON est très souvent intéressée dans les décharges d'origine extra-ammonique et pourrait donc représenter une voie de propagation sous-corticale et d'entretien de ces décharges.

B - Les modifications du comportement provoquées par la Stimulation hippocampique.

Il faut noter que les expériences faites sur des chats "chroniques" porteurs d'électrodes à demeure ne permettent pas toujours de distinguer dans les modifications comportementales ce qui revient à l'hippocampe proprement dit et aux structures avoisinantes, en particulier l'amygdale.

1) Les modifications de l'animal

a) les modifications végétatives sont peu marquées. Dès le début de la post-décharge, on note une mydriase bilatérale, une accélération respiratoire et cardiaque, et parfois, une pilo-érection intéressant particulièrement les moustaches. Plus tardivement, apparaît une salivation fluide entraînant des mouvements de léchage ou de déglutition et, parfois, la miction ou la défécation.

b) les modifications motrices sont constantes. L'animal reste immobile et figé durant toute la décharge.

c) la vigilance est profondément altérée. L'attitude de stupeur s'accompagne d'une diminution très marquée de la réactivité aux stimuli extérieurs. Ce n'est que lorsque les stimuli nociceptifs deviennent très intenses que des réactions de rage ou de fuite apparaissent. Le chat apparaît complètement indifférent à d'autres animaux, même à une souris. MAC LEAN a précisé en 1955-1956 cette baisse de la vigilance au moyen des réflexes conditionnés de fuite, qui sont abolis pendant les post-décharges hippocampiques provoquées par la stimulation électrique ou l'excitation chimique (Carbachol).

d) les réactions émotionnelles sont toujours observées.

Pendant la décharge et parallèlement à la diminution de la vigilance, l'animal semble présenter une sensation de malaise et d'inquiétude, qui se traduit en fin de crise par des miaulements rauques et plaintifs.

A l'opposé, après la décharge, on note une réaction intense de plaisir :
l'animal, jusque-là figé, se lève, fait quelques pas, se gratte, se lèche et ronronne.
Ce comportement de bien-être se prolonge pendant plusieurs minutes et parfois le chat se couche, dans l'attitude qu'il prend pour se chauffer au soleil, s'étire, baille et s'endort.

Conjointement, il existe des modifications du comportement

de groupe :
ainsi, un animal agressif et coléreux, devient, pendant la décharge hippocampique, indifférent à un autre animal qu'il agressait précédemment, puis joue avec lui ou le lèche. Cette réaction paraît devoir être rapportée à l'épuisement post-convulsif de la corne d'AMMON et renvoit à l' "adoucissement" noté après les expériences d'ablation hippocampique de KLÜVER et BUCY.

2) Chez l'homme.

Certains auteurs ont obtenu des modifications autonomes végétatives :

- arrêt respiratoire
- lacrymation abondante
- mydriase

mais beaucoup plus intéressantes sont les manifestations psychiques :

- PASSOUANT et CADILHAC ont noté dans un cas un arrêt de la parole et de la réactivité du malade, pendant la post-décharge ammonique.
- Parfois, ce fut une confusion mentale transitoire avec sensations étranges, hallucinations ou rêves.
- Chez un sujet épileptique avec électrodes laissées à demeure dans l'hippocampe, RIBSTEIN et WALKER obtenaient, en 1956, après "certaines" stimulations ammoniques des post-décharges prolongées accompagnées de troubles de la conscience,
  de malaises,
  d'agitation avec onirisme

Au cours d'interventions, la stimulation du Fornix a

provoqué des sensations de peur et des crises psycho-motrices accompagnées de pointes-ondes bilatérales synchrones.

Parfois il fut noté
un arrêt respiratoire,
une obnubilation de la conscience et
une tendance à l'assoupissement.

La baisse de la vigilance est donc la dominante de ces expériences de stimulation ammonique chez l'homme.

C - Ainsi, ces résultats sont d'interprétation difficile.

Les modifications observées lors des post-décharges ammoniques sont retrouvées à des degrés variables, après stimulation d'autres structures cérébrales, la diminution de vigilance elle-même pouvant être obtenue après stimulation thalamique antérieure et des noyaux médians.

4. Conclusions générales.

A - Caractères propres à l'Hippocampe.

1) L'hippocampe présente une réactivité électrique extrême à toutes sortes d'agents mécaniques, électriques, pharmacodynamiques. Cette réceptivité se traduit par une tendance majeure aux décharges synchronisées de haut voltage,
de longue durée,
de diffusion extra-ammonique très importante.

2) L'hippocampe est un centre associatif où des influx de provenances diverses viennent se réfléchir. Etant donné l'effet différent de ces afférences sur l'activité ammonique suivant l'espèce considérée, et surtout suivant les circonstances d'accompagnement, on peut envisager l'éventualité d'une organisation, d'un aiguillage sélectif de ces afférences à l'hippocampe.

3) Enfin, l'hippocampe joue un rôle dans les processus d'intégration supérieure, mettant en jeu des réponses organiques globales.

Il participe aux mécanismes de vigilance.

Enfin, il est intéressé dans la régulation du comportement émotionnel.

B - La place de l'hippocampe dans l'organisation générale du cerveau.

1) L'hypothèse de PAPEZ (1937) fait de l'hippocampe le centre même des processus émotionnels.

Avec l'hypothalamus, les noyaux thalamiques antérieurs et le Cortex cingulaire, il constitue "un ensemble harmonieux", capable aussi bien d'élaborer l'émotion centrale que de participer à son expression.

Dans cet ensemble, la corne d'AMMON représente la structure où se trouve "construit" le processus émotionnel qui, par le Fornix jusqu'au Tubercule mammillaire, de là par le faisceau

de VICQ d'AZYR jusqu'au Noyau antérieur du thalamus et de ce dernier vers le Cortex cingulaire va irradier aux autres régions corticales.

2) Les travaux physiologiques plus récents placent la corne d'AMMON au sein d'un ensemble plus complexe et plus vaste d'origine phylogénétiquement ancienne, le Rhinencéphale, dont MAC LEAN considère la portion limbique comme représentant le "cerveau viscéral".

Viscéral, c'est-à-dire possédant un rôle prédominant dans la plupart des activités autonomes de l'organisme, mais aussi transmettant les informations qu'il reçoit en termes de "sentiments". Ainsi, il existerait un partage de fonctions entre les parties du cortex phylogénétiquement anciennes et récentes; le néo-cortex se différenciant progressivement dans le sens d'une localisation des fonctions sensorielles et motrices, le cortex primitif servant d'activateur non spécifique de toutes les activités corticales, agissant principalement sur l' "appareil interne de l'attitude corporelle générale", la disposition et le ton affectif.

3) PRIBRAM et KRUGER (1954), sur des bases physiologiques et anatomiques, vont diviser le Rhinencéphale en 3 parties :

- la première, à fonction purement olfactive, comprend
- le tubercule olfactif,
- la région de la bandelette diagonale,
- et les noyaux cortico-médiaux de l'amygdale.

- la seconde, formée du juxta-allo-cortex sous-calleux

et fronto-temporal,
des noyaux septaux,
et du complexe amygdalien baso-latéral
est impliquée dans diverses fonctions métaboliques et socio-émotionnelles.

- La troisième, enfin, comprenant la corne d'AMMON,
le cortex entorhinal
rétrosplénial
et cingulaire
aurait un rôle particulier dans l'émotion, mais sans qu'aucune preuve définitive ait été apportée dans ce sens.

On peut en effet opposer la région amygdalienne d'une part et la corne d'AMMON d'autre part, A l'inverse de l'amygdale, la corne d'AMMON présente une activité électrique synchronisée lors de l'éveil ; sa stimulation entraîne une diminution de vigilance avec un comportement de type passif, accompagnée cependant de modifications autonomes.

Et certains ont pu considérer l'amygdale, dont les fonctions paraissent plus grossières que celles de la corne d'AMMON, comme le ganglion basal d'un système autonome dont l'hippocampe représenterait le cortex.

4) Cependant l'hippocampe ne peut nullement être isolé du reste du cortex et E. WALKER insiste sur les liaisons temporo occipito-ammoniques en formulant l'hypothèse que la corne d'AMMON et l'amygdale serviraient de trait d'union entre le cortex et les centres diencéphaliques dans les mécanismes d'intégration

téléoréceptrice.

5) Mais, ce qui semble le plus important, en dernière analyse, est la liaison entre la corne d'AMMON et l'ensemble des centres sous-corticaux intéressés dans le comportement global de l'individu.

Ces liaisons, dont certaines à double sens, intéressent aussi bien l'hypothalamus et le septum que les noyaux thalamiques diffus.

Les troubles du comportement consécutifs à la stimulation hippocampique ne se manifestent pas, en effet, comme des perturbations de fonctions précises et nettement individualisées intéressant l'alimentation,

la défense,

la perpétuation de l'espèce ...

ils sont beaucoup plus globaux.

Lors de la post-décharge hippocampique et après celle-ci, le comportement de l'animal est "introversif" avec diminution de la vigilance, les influx d'origine interne semblant prendre le pas sur les influx d'origine externe ... et réalisant ainsi un bref état d'autisme.

Cela rejoint les idées de YAKOVLEV (1948-1952) qui, sur des bases purement anatomiques et phylogénétiques, fait de l'hippocampe (entopallium) la partie centrale la plus élevée du "système de viscération" entéroceptif et "entérofectif" opposé au

"mésopallium" relié au "système d'expression externe des états internes" et à "l'ectopallium", centre de la transaction effective avec le monde extérieur.

PHYSIOPATHOLOGIE DE L'HIPPOCAMPE.

I. CONSTATATIONS ANATOMIQUES.

A - Les lésions ammoniques des épileptiques sont bien connues depuis les publications originales de BOUCHET et CAZAUVIELH (1825), LALLEMAND (1834). Malgré un nombre considérable de travaux, l'accord est loin d'être fait quant à
la fréquence
et à la spécificité de la sclérose ammonique, son rôle dans les crises convulsives et son mécanisme d'apparition.

Pour SPIELMEYER et ses élèves, la sclérose ammonique serait dûe à l'ischémie de cette structure, favorisée par sa vascularisation spéciale ; l'ischémie serait contemporaine des crises convulsives.

Cette sclérose pourrait, d'autre part, être congénitale ou acquise au cours du développement sous l'influence de facteurs extérieurs, comme le traumatisme obstétrical. La hernie du lobe temporal dans la fente de BICHAT et sa compression sur le bord libre de la petite circonférence de la tente du cervelet entraînent la compression des artères choroïdiennes et une sclérose secondaire "incisuraire" touchant particulièrement la face interne du lobe temporal et l'hippocampe.

B - Dans les troubles mentaux, on a aussi décrit des lésions hippocampiques.

GRUNTAL en 1947 vit se développer rapidement, chez une femme de 67 ans, à la suite d'un coma hypoglycémique, un état de "désagrégation mentale" avec incohérence, désorientation, troubles mnésiques et inaffectivité. L'autopsie montrait une destruction des cornes d'AMMON (disparition des cellules ganglionnaires, dégénérescence kystique des faisceaux blancs, prolifération névroglique) sans aucune autre lésion corticale, ni des noyaux gris centraux.

GLEES et GRIFFITH rapportèrent en 1952 le cas d'une malade présentant un état démentiel, avec troubles prédominant de la mémoire, ayant évolué pendant 15 ans et dont l'autopsie révéla des lésions très importantes de toute la région hippocampique, sans modification des corps mammillaires ou du thalamus.

Dans la rage où les manifestations psychiques sont si intenses, les corps de NEGRI, spécifiques de l'affection sont électivement localisés à la corne d'AMMON.

Dans les encéphaloses dégénératives, l'hippocampe présente aussi des lésions anatomiques graves (DELAY et coll. 1955) Enfin JOSEPHY insiste sur la prédominance frontale et ammonique des lésions corticales au cours de la schizophrénie.

C - Ces différents faits sont cependant insuffisants pour retenir un rôle prédominant de la corne d'AMMON tant dans l'épilepsie que dans certaines manifestations mentales : les lésions

ammoniques sont en effet rarement isolées ; leur origine même est controversée.

Le critère anatomique n'a d'ailleurs qu'une valeur relative en ce qui concerne la corne d'AMMON, dont un des caractères essentiels, la réactivité, exige une corne d'AMMON relativement indemne.

II. CONSTATATIONS ELECTROGRAPHIQUES.

A - Dans l'épilepsie, on a trouvé à différentes reprises lors d'interventions chirurgicales pour épilepsie temporale, un "foyer" électrique hippocampique.

1) lorsqu'il existe une lésion ammonique histologique, l'activité spontanée est caractérisée par des ondes lentes d'inscription rythmique. Cette activité rythmique est variable suivant l'importance de la lésion hippocampique. Les post-décharges électriques présentent aussi des caractères différents selon le degré de la lésion ammonique.

2) Des stimulations répétées de la corne d'AMMON même chez des malades non épileptiques, y font apparaître une activité très prolongée de "sharp-waves" et de pointes rythmiques. Cette activité qui paraît propre à la formation hippocampique est comparable à celle qui existe spontanément lorsque l'hippocampe est lésé.

Il est donc probable qu'une décharge épileptique, généralisée ou non, intéressant la corne d'AMMON, y déclenche une

telle activité rythmique prolongée.

B - Dans les troubles mentaux les recherches électrographiques sous-corticales prennent une importance croissante. KELLAWAY en 1956 a observé, chez une malade présentant des épisodes prolongés d'hébétude avec diminution de l'affectivité et repliement sur soi, une activité anormale continue dans l'hippocampe. Lorsque les décharges devenaient plus violentes cette malade accusait des souvenirs anciens et son esprit était envahi par des "voix éloignées". A aucun moment, il n'existait d'activité électrique anormale sur les électrodes de surface.

KELLAWAY et HEATH ont insisté sur l'activité de pointes sporadiques ou groupées obtenues dans l'hippocampe et la région septale de schizophrènes. Ainsi des modifications électriques ammoniques semblent bien accompagner certaines manifestations psychiques ; elles ont pu être réactualisées à l'évocation de chocs affectifs ayant précédé l'épisode psychotique comme le montre un enregistrement de LESSE, HEATH, MICKLE, MONROE et MILLER en 1956.

III - ROLE PHYSIOPATHOLOGIQUE DE LA CORNE D'AMMON.

A - Rôle de la Corne d'AMMON dans l'épilepsie.

1) La participation hippocampique à l'Epilepsie généralisée découle des constatations anatomiques. La généralisation de certaines décharges à point de départ temporal ou limbique pourrait se faire par l'intermédiaire de la corne d'AMMON habituellement intéressée dans ces décharges locales. Ainsi, l'hippocampe jouerait un rôle dans le déclenchement des crises, leur appari-

tion progressive et leur entretien.

2) Le rôle de l'hippocampe dans les épilepsies psychomotrices est plus précis. Autant que l'on puisse mettre en parallèle les résultats obtenus chez l'animal et ceux, encore restreints, observés chez l'homme, certaines constatations (baisse de la vigilance, avec diminution de la réactivité aux conditions extérieures ...) sont communes à l'animal et à l'homme après stimulation de l'hippocampe.

Il est alors possible de rapprocher les "attaques illusionnelles" ou absences temporales des résultats expérimentaux obtenus chez l'animal.

D'autre part, la réactivité extrême de la corne d'AMMON, la longue durée des post-décharges, leur entretien facile, peuvent faire envisager le rôle de cette structure à l'origine d'épisodes confusionnels de longue durée.

3) Enfin la sensibilité de l'hippocampe à des facteurs très divers soulève le problème d'une épilepsie ammonique fonctionnelle.

La décharge ammonique peut-être déclenchée soit par le bombardement d'un foyer épileptique à distance, soit par des perturbations endocriniennes ou métaboliques. L'expérimentation suggère qu'elle peut naître sous l'influence d'un stimulus à charge affective importante non ou mal intégré au niveau souscortical.

B - Le rôle de la formation ammonique en psychiatrie se trouve ainsi indiqué.

Etant donné la participation de la corne d'AMMON au comportement émotionnel, l'hippocampe peut jouer un rôle dans le déterminisme d'états affectifs marquant le début ou l'évolution d'un processus psychotique. Il pourrait être incriminé en particulier dans certains états seconds de dépersonnalisation où le "trouble des rapports affectifs avec le monde extérieur" (KRAF, 1951) est dominant. Ainsi serait ébauchée une approche du rôle de ce "cortex primitif" dans le mécanisme de certaines psychoses avec dissociation de la personnalité, et plus particulièrement du syndrome schizophrénique.

On pourrait avancer à titre d'hypothèse de travail et sous le seul angle organiciste, c'est-à-dire en faisant abstraction des multiples facteurs en jeu dans ce "trouble-carrefour" qu'est le syndrome schizophrénique, lieu géométrique de forces de natures différentes, en faisant donc abstraction de ces forces au profit du seul substratum neuronique, que la perturbation ammonique provoquerait une "désafférentation" des circuits habituellement couplés des vies instinctive et cognitive.

Vision de sa vie intérieure, de la vie de ses organes, envahissement du champ perceptif par des informations venues des profondeurs et rupture d'avec le monde extérieur, rompue elle-même par de brutales crises d'excitation catatonique ; en miroir, débordement de la formation ammonique lésée par les influx drainés par le cingulum et notamment ceux venus des aires

pariétales de la somatognosie, projection massive, par le circuit de Papez sur le lobe préfrontal qui se sature, perd sa réceptivité aux informations sensitivo-sensorielles, puis sous l'effet d'un surcroît d'informations ammoniques, débordement du lobe préfrontal et extension aux aires motrices ...

IX. VUE D'ENSEMBLE A LA LUMIERE DES ACQUISITIONS RECENTES

I - Survol descriptif

Etudes autoradiographiques

ontogénétiques

Ultra-microscopie

Histochimie

II - Fonction

Hippocampe et comportement

Hippocampe et mémoire

Hippocampe et vigilance

I. Vue d'ensemble.

Les acquisitions plus récentes concernant l'Hippocampe peuvent être développées à partir de ce que BRODAL en rapporte dans son "Anatomie neurologique en rapport avec la Médecine clinique" (1969).

L'Hippocampe tire son nom de sa ressemblance avec un cheval marin. Chez l'homme, il s'étend, pour sa partie principale, le long du plancher de la corne temporale du Ventricule Latéral et peut être considéré comme une circonvolution d'allocortex, enroulée en dedans et couvrant la fissure hippocampique. En conséquence, la face regardant le ventricule est la couche la plus profonde et comprend des fibres myélinisées qui se rassemblent à la surface pour former l'alveus, recouvert d'épendyme. La plupart de ces fibres sont efférentes et se réunissent pour constituer le Fornix. Alors que les limites de l'Hippocampe en tant que structure macroscopique sont nettes, ses relations ontogénétiques avec les régions voisines sont moins évidentes.

Afin d'éviter les difficultés, il est habituel de parler de la "formation hippocampique" ou de la "région hippocampique" en ajoutant à l'Hippocampe proprement dit, le Gyrus Dentatus et le Subiculum.

Le Gyrus Dentatus accompagne l'Hippocampe en formant une bandelette étroite de cortex. Les aires corticales situées dans

plan médian,par rapport au gyrus Dentatus sont désignées globalement sous le nom de Subiculum. Le Subiculum occupe une partie du Gyrus Hippocampique et se trouve en contiguité avec l'aire entorhinale. (Aire 28 de BRODMANN) , qui appartient au Paléopallium, et constitue une partie de ce qu'on appelle souvent en anatomie comparée Cortex piriforme (Pour certains auteurs,l'aire entorhinale est incluse dans la "région hippocampique").

Les deux piliers postérieurs du Trigone sont réunis dorsalement par des fibres croisant la ligne médiane sous le corps calleux. Ces fibres (en grande partie commissurales) sont appelées Commissure hippocampique ou Psalterium.

Les principes généraux d'organisation de la formation hippocampique sont plus simples que ceux du néocortex, et c'est pour cette raison que la formation hippocampique a été tenue pour une région favorable à l'étude anatomique générale de même que physiologique de la substance grise corticale et à des corrélations anatomo-physiologiques. Un grand nombre d'études réalisées ces dernières années a mis en évidence que l'organisation de la formation hippocampique est finalement plus complexe qu'on ne le pensait initialement. Il y a des différences architectoniques entre des zones limitées [BLACKSTAD (1956) et RAISMAN, COWAN & POWELL (1965)].
(Dans l'hippocampe, par exemple, différentes régions peuvent être distinguées : Regio superior ou CA_1, CA_2,
Regio inferior ou CA_3)
La "cartographie" anatomique expérimentale des afférences a montré qu'elles sont disposées d'une façon très particulière, les fibres

d'une origine donnée se terminant dans des lames corticales précises ayant leur disposition architectonique propre. Ces différences se retrouvent à maints égards dans les distinctions architectoniques. En comparant les études en microscopie optique et électronique et les travaux électrophysiologiques il a été possible,dans certains cas, de déterminer si un système de fibres afférentes particulier a des fonctions excitatrice ou inhibitrice.

La subdivision en petites zones fondée sur les techniques mentionnées supra a été confirmée par les études autoradiographiques du développement ontogénétique (ANGEVINE, 1965). La plupart de ces recherches ont été faites chez les animaux,notamment le rat.

Cette technique autoradiographique est fondée sur l'injection à un animal en gestation de Thymidine tritiée qui sera incorporée dans l'ADN de cellules prémitotiques. La thymidine tritiée demeure dans les noyaux des cellules-filles telle une empreinte permanente, permettant ainsi un marquage radioactif des neuroblastes. Ceci rend possible l'étude de la prolifération et de la migration des neuroblastes destinés aux différentes parties de l'encéphale. Les études sur la neurogénèse montrent que le déplacement actif et que la migration des neurones sont la règle. Les neurones de tous les éléments de la Formation hippocampique, à l'exception d'un seul, apparaissent dans un ordre général "inside-out" ("dedans-dehors"), mais pas de façon systématique.

L'exception très particulière de cette région corticale est la couche granuleuse du Gyrus Dentatus. Les cellules granulaires apparaissant dans la période prénatale, ou périnatale, migrent dans la couche granulaire suivant un ordre "outside-in" ("dehors-dedans") et les cellules granulaires post-natales se développent par prolifération des neuroblastes profondément situés dans la couche granulaire elle-même.

Cet ordre "dedans-dehors" ("inside-out") d'origine des neurones s'applique à la majorité des cellules dans la plupart des aires corticales. Ainsi des neurones apparaissant tardivement au cours de la gestation et destinés à des régions superficielles dans une aire corticale donnée, doivent traverser une vaste population neuronique qui est apparue à des stades antérieurs. Le même ordre de différenciation cellulaire a été démontré dans la formation hippocampique d'embryons humains (HUMPHREY)

Ce qui suit ne doit pas être considéré comme autre chose qu'un schéma rudimentaire d'un modèle très compliqué d'organisation.

Les éléments cellulaires les plus frappants de l'Hippocampe sont les grandes cellules pyramidales. Elles constituent la couche pyramidale (stratum pyramidale) ; leur base regarde la surface de l'Hippocampe avec l'alveus.

Les dendrites basales s'étendent dans cette direction et appartiennent au Stratum Oriens. De l'autre extrémité des cellules pyramidales de minces dendrites apicales s'allongent en profondeur.

A cause de la disposition régulière des dendrites apicales la couche qui les renferme est dénommée Stratum Radiatum. A leur extrémité distale les dendrites apicales se bifurquent à plusieurs reprises et s'étalent dans la couche la plus profonde, le stratum lacunosum-moleculare. Les axones des cellules pyramidales donnent naissance à des collatérales récurrentes, dont plusieurs rejoignent le Stratum lacunosum-moleculare. D'autres collatérales se distribuent au Stratum Oriens. Si la disposition régulière et la forme des cellules pyramidales déterminent le modèle ("pattern") global de l'hippocampe, il faut rappeler que ce ne sont pas les seules cellules qu'on y rencontre. Dans toutes les couches, il y a des cellules d'autre type dont les axones ont des trajets variés.

Parmi celles-ci, on rencontre dans le Stratum Oriens les cellules dites "en panier" ou à "corbeille", décrites par RAMON Y CAJAL, sous le nom de cellules à cylindraxe court et horizontal et actuellement dénommées "cellules à cylindraxe résolu en nids péricellulaires".

Elles donnent naissance à des axones qui se ramifient entre les cellules pyramidales, axones qui semblent bien être les seules fibres qui se terminent sur les périkaryons de ces cellules. Ces cellules en "panier" et les autres sont intéressées par l'activité intrinsèque de l'Hippocampe.

Les fibres efférentes quittant l'Hippocampe dans le Fornix sont les axones des cellules pyramidales.

Les fibres afférentes de l'Hippocampe le pénètrent en

deux faisceaux venant essentiellement de l'aire entorhinale (les voies perforante et alvéaire).

De plus, quelques afférences cheminent dans le Fornix (cf. infra).

Les fibres issues des cellules granulaires du gyrus Dentatus vont être dénommées "fibres moussues" et poursuivre leur course le long des cellules pyramidales, établissant des contacts synaptiques avec la région basale des dendrites apicales.

Ces divers aspects de l'organisation anatomique de l'Hippocampe ont été clarifiés par CAJAL (1909-1911) comme nous l'avons vu et complétés par des études étendues suivant la technique de GOLGI par LORENTE de NÓ (1934).

Des travaux plus récents d'anatomie expérimentale de microscopie électronique, d'histochimie et d'électrophysiologie ont apporté de nouvelles précisions.

Le tracé expérimental des connexions afférentes par les méthodes d'imprégnation argentique montre que la commissure hippocampique renferme en partie des connexions entre les régions correspondantes des deux formations hippocampiques,
en partie des connexions "hétérotopiques", par exemple, quelques fibres de l'aire entorhinale se terminent dans certaines parties de l'hippocampe controlatéral (BLACKSTAD, 1956).

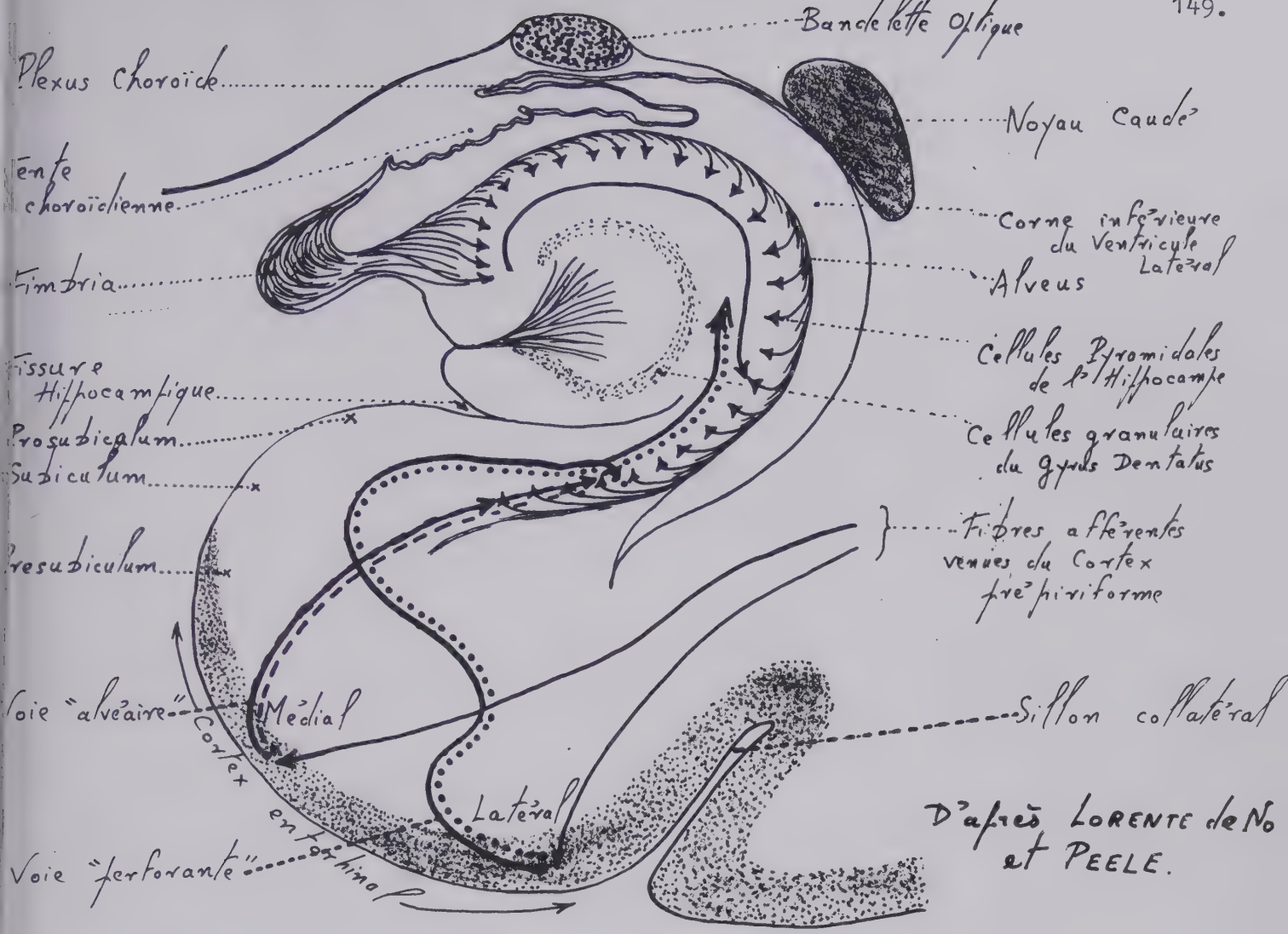


Fig. 18. Diagramme semi-schématique de la Formation Hippocampique, du gyrus Dentatus et de l'aire entorhinale.

Dans le gyrus Dentatus, seule la couche granulaire est représentée.
Dans la Formation Hippocampique, seules les cellules pyramidales et leurs axones constituant l'alveus sont représentés.
Les fibres afférentes venues du Cortex prépiriforme se projetant sur le Cortex entorhinal sont représentées en noir.
Les Projections du Cortex entorhinal vers la Formation Hippocampique suivent deux voies :

(1) la région latérale donne naissance à des fibres qui suivent la voie dite "perforante" (.....)

(2) et la région médiale donne naissance à des fibres qui suivent la voie dite "alvéaire" (- - -)

Les axones des cellules pyramidales de la Formation Hippocampique entrant dans l'alveus cheminent vers la Fimbria de l'Hippocampe. Le gyrus Dentatus donne naissance à des fibres qui se projettent seulement vers la Formation Hippocampique.

Ces dernières se distribuent exclusivement au Stratum lacunosum-moleculare, alors que des fibres commissurales homotypiques plus abondantes se terminent dans le Stratum oriens et le Stratum radiatum. Les fibres issues de l'aire entorhinale latérale ipsilatérale se terminent dans la partie supérieure du Stratum lacunosum-moleculare et établissent un contact synaptique avec les ramifications les plus distales des dendrites apicales des cellules pyramidales (BLACKSTAD, 1958 ; RAISMAN, COWAN & POWELL, 1965).

Les collatérales récurrentes (dites de SCHAFFER) des cellules pyramidales se terminent dans la portion distale des dendrites apicales (dans le Stratum lacunosum).

Les afférences du Cingulum (cf. infra) semblent ne pas se terminer dans l'hippocampe proprement dit (WHITE Jr, 1959 ; RAISMAN, COWAN & POWELL, 1965), mais seulement dans le Presubiculum et l'aire entorhinale, ceci méritant d'être souligné.

Des études en microscopie électronique ont clarifié de nombreux aspects intéressants concernant les relations synaptiques (BLACKSTAD, 1967).

Par exemple, les fibres moussues ont, des boutons géants entourant les grandes épines ramifiées ("excroissances") de la partie initiale des dendrites apicales des cellules pyramidales. (BLACKSTAD & KJAERHEIM, 1961 ; HAMLYN, 1962).

Puisque les différentes sortes d'afférences établissent des contacts à divers niveaux le long des dendrites apicales, la

morphologie des synapses des afférences de diverses sources peut être étudiée grâce au microscope électronique (WESTRUM & BLACKSTAD, 1962 ; HAMLYN, 1962-1963 ; BLACKSTAD & FLOOD, 1963 ; ANDERSEN, BLACKSTAD et LØMO, 1966).

En enregistrant des potentiels à différentes profondeurs le long des cellules pyramidales une information sur l'effet des différentes afférences peut être recueillie.

Il semble bien par exemple, que les afférences commissurales dans le Stratum Radiatum et le Stratum Oriens exercent une action excitatrice sur les cellules pyramidales (ANDERSEN, 1960 ; ANDERSEN, BLACKSTAD et LØMO, 1966). Les axones des cellules en panier, se terminant par des boutons groupés massivement sur les corps des cellules pyramidales (BLACKSTAD et FLOOD, 1963) sont inhibiteurs (ANDERSEN, ECCLES et LØYNING, 1964).

Les collatérales récurrentes des axones des pyramides se terminant sur les dendrites apicales pour certains ou pour d'autres sur les corps des cellules à corbeille ou en panier sont excitatrices(ANDERSEN et LØMO, 1965)

Enfin il y a des différences histochimiques entre des régions et des couches variées de la formation hippocampique.

Dans l'Hippocampe, l'acétylcholinestérase est particulièrement abondante dans le Stratum Oriens et la couche pyramidale. (STORM MATHISEN et BLACKSTAD, 1964). On a avancé que l'acétylcholine pouvait agir comme transmetteur inhibiteur dans l'hippocampe (ANDERSEN, 1966).

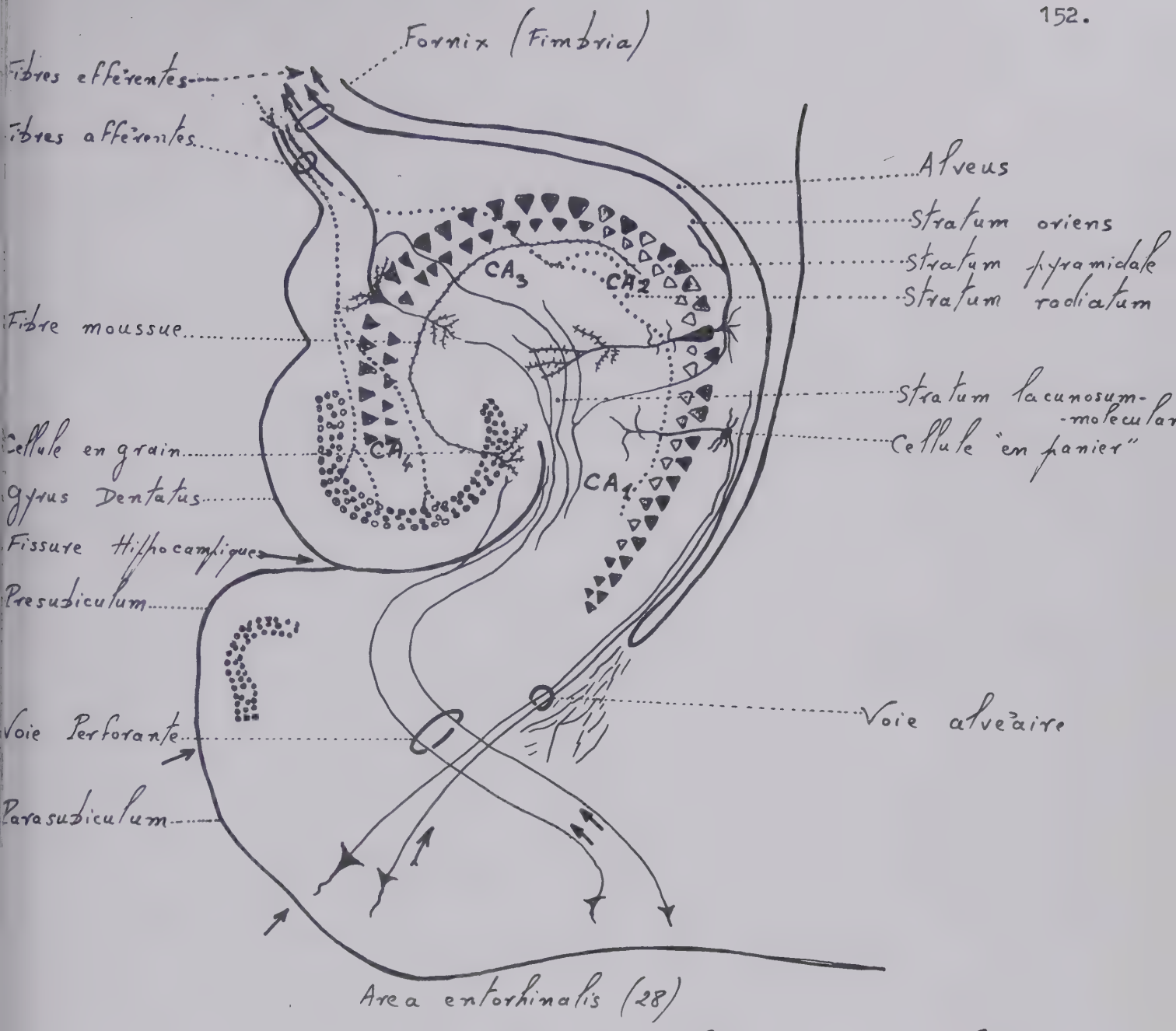


Fig. 19. Dessin schématique illustrant quelques aspects essentiels de l'organisation de l'Hippocampe.

Noter que les fibres moussues venant des cellules granuleuses du Gyrus Dentatus établissent un contact avec les parties basales des dendrites apicales des cellules pyramidales hippocampiques, alors que "les fibres de l'aire entorhinale (utilisant la "voie perforante") se terminent sur les arborisations distales des mêmes dendrites apicales. Les axones des cellules "en panier" du stratum oriens se terminent sur les périkaryons des cellules pyramidales.

(d'après BRODAL).

D'autres différences histochimiques ont été trouvées pareillement (GREEN, 1964 ; BLACKSTAD, 1967 ; MELLGREN & BLACKSTAD, 1967).

LAMMERS et GASTAUT précisaient déjà en 1961 (Colloque du CNRS) qu'à la structure cytoarchitectonique de l'Hippocampe peut être superposé une distribution laminaire et sectorielle des différentes enzymes, la richesse oxydative de l'Hippocampe pouvant expliquer, du moins partiellement, sa grande fragilité sous l'effet des processus pathologiques anoxémiants.

Une découverte singulière est la rencontre de Zinc de façon sélective dans certaines régions (FLEISCHAUER et HORSTMANN 1957), particulièrement dans les couches des fibres moussues (VON EULER, 1962).

Le Zinc semble bien n'être présent que dans les boutons des fibres moussues et absent dans les excroissances post-synaptiques des parties basales des dendrites apicales ainsi que l'a démontré HAUG (1967) par des études en microscopie électronique.

La signification physiologique de cette découverte est loin d'être connue ; toutefois il faut signaler que la fixation du Zinc par application locale de Sulfure d'Hydrogène dissous dans une solution salée, bloque sélectivement la transmission synaptique entre les fibres moussues et les cellules pyramidales (C. VON EULER. Colloque du CNRS, 1961).

Il apparaît à la suite des études mentionnées précédemment que tous les systèmes de fibres se terminant sur les den-

drites grêles des cellules pyramidales sont excitateurs, alors que ceux qui se terminent sur le corps (collatérales des cellules en panier) sont inhibiteurs.

Sur la base de ces découvertes, on a fait des essais d'interprétation du schéma d'activité neuronale dans l'hippocampe (ANDERSEN, BLACKSTAD et LØMO, 1966 ; ANDERSEN, 1966).

Cette activité est influencée par des influx venus de nombreuses sources.

Ces auteurs ainsi que KANDEL et ses collaborateurs ont clairement établi que la stimulation de l'Hippocampe controlatéral, du septum ou une stimulation locale font apparaître d'amples potentiels post-synaptiques inhibiteurs hyperpolarisants dans les cellules pyramidales.

Ainsi un véritable circuit inhibiteur dit encore de rétro-action négative et comparable au circuit freinateur de l'interneurone de RENSHAW au niveau du motoneurone de la corne antérieure de la moelle semble réalisé dans le cortex ammonien: les décharges des grandes cellules pyramidales sont donc contrôlées, et freinées en porportion de leur intensité par ce véritable interneurone inhibiteur qu'est la cellule à corbeille. L'hippocampe peut de même influer sur des régions variées de l'encéphale par le biais de ses fibres efférentes. Celles-ci seront envisagées d'abord.

La projection efférente de l'Hippocampe est faite par les axones de ses cellules pyramidales (augmentés de quelques fibres du subiculum).

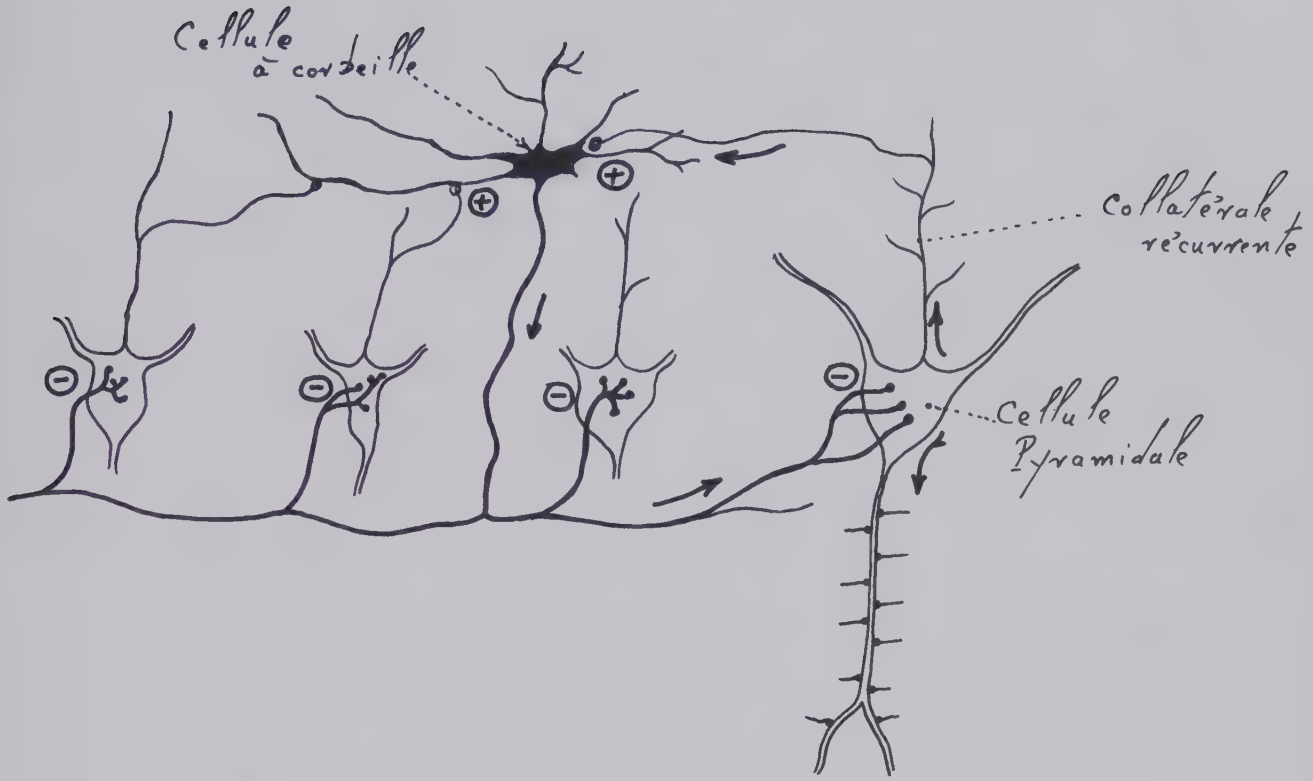


Fig 20. Schéma d'organisation du Circuit inhibiteur récurrent: Pyramides - Cellules à corbeille

(d'après P. LAGET)

L'accord semble général pour reconnaître que les efférences empruntent le Fornix. Cet épais faisceau de fibres poursuit un trajet caractéristique vers l'avant sous le corps calleux. Immédiatement en avant du Foramen interventriculaire, ce faisceau se courbe vers le bas et se divise en composants plus petits atteignent différentes régions. Quelques-unes des fibres fornicales descendent en avant de la commissure antérieure (Fornix précommissural) ; d'autres descendent en arrière (Fornix post-commissural) décrites précédemment. Chez les mammifères possédant un corps calleux, un petit contingent de fibres hippocampiques emprunte la surface dorsale du corps calleux dans les stries longitudinales dorsales de LANCISI (Fornix dorsal). Quelques unes de ces fibres pénétrent à travers le corps calleux pour rejoindre les fibres du Fornix principal.
La présence de fibres fornicales croisant la ligne médiane dans la commissure hippocampique a été mentionnée supra. En plus des efférences hippocampiques, le Fornix contient aussi quelques fibres à direction inverse.

Le Fornix contient environ 1 200 000 fibres chez l'homme (POWELL, GUILLERY et COWAN, 1957), environ 500 000 chez le singe (DAITZ et POWELL, 1954). A la suite de lésions de l'hippocampe le trajet et les lieux de terminaison des fibres fornicales ont été précisés par divers auteurs, et plus récemment, de façon expérimentale grâce aux méthodes d' imprégnation argentique par GUILLERY (1956), NAUTA (1956) et RAISMAN, COWAN et POWELL (1966) chez le rat ; NAUTA (1958) chez le chat et SIMPSON (1952) chez le singe.

Les cellules pyramidales de l'hippocampe ne présentent pas

d'altérations rétrogrades à la suite d'une section du Fornix (Cf DAITZ et POWELL ; 1954 ; McLARDY, 1955). Ceci peut être dû aux abondantes collatérales récurrentes des axones.

Les découvertes des divers auteurs concordent pour l'essentiel. Les fibres du Fornix post-commissural se distribuent au corps mamillaire et au Noyau antérieur du thalamus, mais quelques fibres se poursuivent en arrière et ont pu être suivies jusqu'à la partie rostrale de la substance grise périaqueducale du mésencéphale (NAUTA, 1958) et aux noyaux du Pont (CRAGG et HAMLYN, 1959), c'est-à-dire à la formation réticulée.
Quelques unes des fibres du Fornix précommissural atteignent de même le corps mamillaire et le noyau thalamique antérieur, alors que d'autres se distribuent à la région préoptique, à l'hypothalamus latéral et aux noyaux du septum.

Les noyaux du septum sont bien développés chez les mammifères inférieurs et selon STEPHAN et ANDY (1962), il y a un rapport valable entre la taille relative de ces noyaux et de l'Hippocampe.

Mais l'homologie de ces noyaux septaux chez l'homme est plutôt incertaine.

L'aire ou les noyaux septaux chez l'homme ne correspondent pas au Septum Pellucidum. Celui-ci est considéré par certains auteurs comme une partie du Septum post-commissural, alors que les masses grises principales représentant le Septum précommissural se trouvent en avant de la commissure antérieure à la base de l'encéphale au-dessus du tubercule olfactif. Il est habi-

tuel de distinguer un Noyau septal médian et un noyau septal latéral (KAPPERS, HUBER et CROSBY, 1936).

- Les fibres nées des différentes parties de l'Hippocampe ne se distribuent pas de façon diffuse aux diverses régions terminales. Au contraire, développant les observations des auteurs précédents, RAISMAN (1966) et RAISMAN, COWAN et POWELL (1966) ont démontré l'existence d'une disposition très spécifique dans cette projection. Par exemple, la partie antérieure de CA_1 se projette principalement sur le noyau thalamique antérieur et sur le corps mamillaire, alors que les champs CA_3 et CA_4, alimentent les noyaux septaux médians de façon homolatérale et les noyaux septaux latéraux et de la bandelette diagonale de façon bilatérale. Dans les aires terminales il y a de même une disposition définie. Par exemple, les différents noyaux constitutifs du corps mamillaire ne reçoivent pas tous des fibres du Fornix, et il semble qu'il existe une corrélation spatiale entre les aires d'origine dans l'hippocampe et l'aire terminale dans le corps mamillaire (SIMPSON, 1952 ; CRAGG et HAMLYN, 1959).

La projection de CA_3 et CA_4 au Septum semble se faire principalement sur le noyau septal median.

Ces différences de distribution sont intéressantes quand on envisage les projections ultérieures des noyaux recevant les fibres de l'hippocampe et les connexions afférentes de celui-ci (cf infra).

- Les noyaux recevant les influx hippocampiques peuvent agir sur d'autres régions. Parmi celles-ci, le gyrus cingulaire

semble être particulièrement important. Le noyau thalamique antérieur, recevant des fibres hippocampiques se projette suivant une disposition topique sur ce gyrus.

Il faut préciser que le noyau thalamique antérieur est généralement subdivisé en

un noyau antéro-médial (AM)
un noyau antéro-dorsal (AD)et
un noyau antéro-ventral (AV)

Chez l'homme, ce dernier le plus développé occupe le volume du noyau dans son entier et correspond au tubercule antérieur du thalamus. Le noyau antéro-ventral semble se projeter surtout sur les aires antérieures du gyrus cingulaire. Les fibres des différentes subdivisions du noyau antérieur semblent bien se terminer dans les aires corticales 32, 23 et 24 de même que dans les aires rétrospléniales 29 et 30.

Ces fibres quittent le thalamus dans le pédoncule thalamique inférieur et atteignent le cortex par la branche antérieure de la capsule interne.

Cette projection a été étudiée expérimentalement chez divers animaux en traçant et en faisant un relevé "cartographique", des altérations cellulaires rétrogrades du thalamus à la suite de lésions corticales. (LE GROS CLARK et BOGGON, 1933 ; LASHLEY, 1941 ; BODIAN, 1942 ; ROSE et WOOPSEY, 1948, POWELL et COWAN, 1954 et d'autres).

Des études de cerveaux humains particulièrement de pa-

tients soumis à une leucotomie préfrontale ont été entreprises par MEYER et ses collaborateurs (MEYER et BECK, 1954) et ces dernières années spécialement par YAKOVLEV et ses collaborateurs qui ont de plus, fait des études expérimentales chez les singes (YAKOVLEV, LOCKE, KOSKOFF et PATTON, 1960 ; LOCKE, ANGEVINE et YAKOVLEV, 1964).

D'après les travaux de cette équipe la partie postérieure du gyrus cingulaire reçoit une projection importante du noyau latéro-dorsal du thalamus (L.D.) qu'elle classe par conséquent, dans les "noyaux limbiques du thalamus" (VALENSTEIN et NAUTA, 1959).

En plus de la connexion précédente, il y a une autre voie de l'Hippocampe au cortex cingulaire.

Les efférences hippocampiques se terminent dans le corps mamillaire qui envoie de très importantes projections sur le Noyau thalamique antérieur par l'intermédiaire du faisceau mamillo-thalamique visible macroscopiquement. Celui-ci naît principalement du noyau mamillaire médial où la plupart des fibres fornicales se terminent (SIMPSON, 1952, chez le singe).

Il semble exister une disposition topique dans la projection mamillo-thalamique (COWAN et POWELL, 1954 ; POWELL et COWAN, 1954 ; FRY et coll. 1963).

Les importantes connexions de l'Hippocampe au Cortex cingulaire évoquées précédemment sont d'un intérêt tout particulier depuis qu'on a pu identifier des fibres de cette partie

du Cortex se dirigeant caudalement vers la Formation Hippocampique. Ces fibres empruntent le faisceau dit Cingulum, qui parcourt le gyrus cingulaire.

(Ce faisceau contient aussi des fibres courtes connectant les parties antérieure et postérieure du gyrus cingulaire). Les fibres qui vont du gyrus cingulaire à la formation hippocampique ont été observées par les premiers neuro-anatomistes, puis ont été étudiées ultérieurement de façon plus détaillée avec les méthodes d'imprégnation argentique chez le rat (WHITE Jr, 1959), le lapin (ADEY, 1951 ; CRAGG et HAMLYN, 1959), le macaque (ADEY et MEYER, 1952) et le singe-écureuil ("squirrel monkey") (Saimiri sciureus) singe du Nouveau-Monde du poids d'un cobaye dont le cerveau est comparable à celui du chat pour la taille et donc de dimensions satisfaisantes pour les recherches neuro-physiologiques et neuro-anatomiques (DE VITO & WHITE Jr, 1966). Bien qu'on décrive la terminaison de quelques fibres dans l'hippocampe proprement dit, chez le rat, la majorité d'entre elles se termine, semble-t-il, dans le Subiculum et le Parasubiculum, et de là, après relais dans l'Hippocampe. Des études électrophysiologiques chez le chat et le singe ont donné des résultats concordants (WHITE Jr, NELSON et FOLTZ, 1960). Ce circuit de connexions, hippocampe (principalement le champ CA_1) - thalamus antérieur - gyrus cingulaire - Hippocampe, a été l'objet d'une grande attention.

Dans une optique proche, un autre circuit a été précisé centré sur les noyaux septaux dans lesquels un nombre important de fibres hippocampiques se terminent (cf supra). A la suite de lésions des noyaux septaux des fibres ont été suivies jusqu'à

l'Hippocampe chez divers mammifères (DAITZ et POWELL, 1954 ; CRAGG, 1965 ; RAISMAN, 1966 ; DE VITO et WHITE Jr, 1966...). Selon RAISMAN (1966) les fibres nées du noyau septal médian se terminent dans les champs hippocampiques CA_3 et CA_4 et le Gyrus Dentatus. Ainsi qu'il a été mentionné précédemment, CA_3 et CA_4 sont les régions principales de l'Hippocampe qui projettent sur les noyaux septaux. Bien que les lieux d'origine des efférences septales destinées à l'Hippocampe dans sa totalité ne coïncident pas avec les aires septales recevant des fibres de CA_3 et CA_4 (RAISMAN, 1966), il est évident qu'une connexion aller-et-retour existe entre la partie postérieure de l'Hippocampe et le Septum. Au cours de travaux physiologiques (ANDERSEN, BRULAND et KAADA, 1961) des réponses ont été enregistrées dans CA_1 à la suite d'une stimulation septale .

Les différences dans les connexions efférentes des diverses régions de l'Hippocampe indiquent formellement que ces régions ne sont pas fonctionnellement similaires et concordent avec les différences dans l'ultra-structure des différentes régions hippocampiques.

Les terminaisons hypothalamiques des fibres du Fornix ont été décrites de façon quelque peu différente suivant les auteurs. Les désaccords semblent bien dus aux problèmes méthodologiques. Selon SIMPSON (1952) chez le singe ces fibres doivent se terminer principalement dans le Noyau hypothalamique ventro-médial. Les fibres hippocampiques à destinée mésencéphalique doivent être plus développées chez le chat (NAUTA, 1958) que chez le rat (Nauta, 1956).

Il est clair à partir de ce qui a été dit précédemment que

l'Hippocampe peut agir indirectementà sur le gyrus cingulaire et le septum.

Il n'existe qu'un nombre limité de connexions directes avec le mésencéphale. D'ailleurs, cette voie directe hippocampo-mésencéphalique est complétée par de nombreuses voies indirectes. A partir du corps mamillaire quelques fibres se dirigent caudalement vers le mésencéphale, comme le faisceau mamillo-tegmental. Très probablement ces fibres se terminent, en grande partie, dans la formation réticulaire.

[Des ascendances afférentes au corps mamillaire, constituant le pédoncule mamillaire, naissent de groupes cellulaires particuliers du mésencéphale (Noyau tegmental profond, Noyau tegmental dorsal) ; elles ont été récemment étudiées par COWAN, GUILLERY et POWELL (1964).]

Egalement, l'influence hippocampique sur l'hypothalamus peut s'établir non seulement, par des voies directes, mais aussi par le septum, puisque les noyaux septaux donnent naissance à des fibres destinées à l'hypothalamus latéral (RAISMAN, 1966).

De nombreuses régions de l'encéphale agissent sur l'Hippocampe par l'intermédiaire de ses connexions afférentes. Les fibres du cingulum et du septum ont été mentionnées plus haut. Ces dernières empruntent le Fornix. Celui-ci, par conséquent, n'est pas une voie purement efférente de l'Hippocampe, ainsi qu'on le croyait précédemment. Le groupe d'afférences de l'Hippocampe le plus important quantitativement vient de l'aire entorhinale, aire 28. Ceci est connu depuis les premières études

faites par CAJAL et LORENTE de NO avec la méthode de GOLGI et a été approfondi par des travaux expérimentaux. Ainsi qu'il a été rapporté antérieurement, ces fibres pénètrent dans l'Hippocampe suivant les voies perforante et alvéaire. La première naît de la partie latérale, la deuxième de la partie médiale de l'aire entorhinale. Les fibres ont été repérées expérimentalement chez le rat (BLACKSTAD, 1958 ; RAISMAN, COWAN et POWELL, 1965) et chez le singe (ADEY et MEYER, 1952). Il apparaît au décours de ces études que les connexions sont plutôt spécifiques, non seulement quant aux aires de terminaison hippocampiques, mais aussi quant aux couches de ces champs . Ainsi les fibres nées de la partie médiale de l'aire entorhinale suivant la voie alvéaire se distribuent à la couche profonde du Subiculum et au secteur CA_1.

Les fibres nées de la partie latérale de cette aire et suivant la voie perforante, i.e qui perfore le Subiculum, se distribuent à tous les secteurs de l'Hippocampe à l'exception de la région transitionnelle avec le gyrus Dentatus, i.e CA_4.

Si les fibres afférentes suivant ces voies établissent des contacts synaptiques avec les dendrites des cellules pyramidales de l'Hippocampe, elles n'entrent pas en contact direct avec les cellules granulaires du Gyrus Dentatus (RAISMAN).

Des études physiologiques confirment que l'aire entorhinale influence de façon marquée l'activité hippocampique (ANDERSEN, HOLMQVIST et VOORHOEVE, 1966). Les connexions commissurales entre les deux formations hippocampiques ont été mentionnées précédemment. Certains auteurs défendent l'existence de projections du

Cortex piriforme (CRAGG, 1961) alors que d'autres sont enclins à nier leur réalité (RAISMAN, COWAN et POWELL, 1965 ; POWELL, COWAN et RAISMAN, 1965).

II. FONCTION DE L'HIPPOCAMPE.

L'aspect macroscopique caractéristique de l'Hippocampe et sa taille considérable chez l'homme peuvent expliquer en partie pourquoi le problème de sa fonction a toujours provoqué le plus grand intérêt chez les chercheurs des différents champs de la recherche neurologique. Pour essayer de comprendre la fonction de l'hippocampe il faut tout d'abord tenir compte principalement des conclusions des travaux d'Anatomie comparée. Ces dernières années, des abords plus directs du problème ont été rendus possibles par les progrès des méthodes d'étude physiologique.

Il apparaît d'après l'exposé des connexions de l'Hippocampe fait plus haut, qu'il doit, à l'évidence, collaborer très étroitement avec de nombreuses autres régions de l'encéphale.

Ces caractères anatomiques indiquent clairement qu'il sera probablement difficile - et peut-être impossible à jamais - de définir la "fonction" de l'Hippocampe en tant que telle, et qu'il est certainement trompeur de considérer l'Hippocampe comme un "centre" pour une fonction particulière.

Au mieux on pourra probablement aboutir à identifier certaines fonctions dans lesquelles l'Hippocampe entre a un degré plus ou moins élevé. En outre, les observations anatomiques et

certaines observations physiologiques citées précédemment ne laissent aucun doute sur le fait que l'Hippocampus proper ne peut guère être considéré comme une unité fonctionnelle, d'autant que ses diverses zones constitutives présentent des différences évidentes quant à leur organisation structurale et fonctionnelle.

Les difficultés techniques rencontrées dans la stimulation ou l'exérèse de l'Hippocampe ou de fragments de celui-ci pour éviter d'affecter d'autres régions sont considérables. Ces faits doivent être présents à l'esprit dans toute tentative d'étude des fonctions de l'Hippocampe.

L'hippocampe, ainsi qu'on l'a dit précédemment, est habituellement inclus au sein des zones de l'encéphale globalement dénommées "Rhinencéphale". Naguère on considérait que l'Hippocampe avait des fonctions olfactives, bien qu'on sache qu'il n'y a pas de rapport entre la taille de l'Hippocampe et le développement de l'odorat chez divers animaux.

Les baleines, qui sont anosmatiques ou presque, possèdent un Hippocampe (ADISON, 1915 ; RIES et LANGWORTHY, 1937) et dans certains encéphales humains où bulbes et pédoncules olfactifs manquent, l'Hippocampe (de même que le Fornix, le corps mamillaire et le gyrus cingulaire) s'est révélé bien développé (STEWART, 1939).

L'homme, qui est un microsmatique, a l'Hippocampe le plus développé parmi tous les animaux. Une revue de la littérature

spécialisée montrait clairement dès 1947 que la relation entre l'Hippocampe et l'odorat doit être extrêmement lâche (BRODAL, 1947 ; ALLISON, 1953).

Ainsi qu'il a été mentionné antérieurement l'Hippocampe ne reçoit pas de fibres olfactives du bulbe (à l'exception près de son "prolongement antérieur" qui est rudimentaire). Les influx de nature olfactive qui peuvent atteindre l'Hippocampe ne peuvent lui être transmis qu'à partir du lobe piriforme. D'ailleurs, les afférences hippocampiques naissent seulement de la partie postérieure du lobe dite aire entorhinale, aire 28 de BRODMANN. (Certaines d'entre elles se terminent dans le Gyrus Dentatus qui se projette à son tour sur l'Hippocampe). L'aire entorhinale ne reçoit pas de fibres du bulbe olfactif, mais elle peut être influencée par le cortex olfactif primaire avec lequel elle est connectée. Bien que l'existence de potentiels d'action dans l'Hippocampe à la suite d'une stimulation du bulbe olfactif chez les animaux ait été rapportée par certains auteurs (CRAGG, 1960 ; et d'autres) ces réponses semblent faibles et véhiculées par des voies multisynaptiques. Dans le temps où le rôle de l'Hippocampe apparaissait ainsi négligeable dans la fonction olfactive, des travaux récents montrèrent son implication certaine dans d'autres fonctions.

L'Hippocampe a été le sujet d'un nombre important de travaux électrophysiologiques. Des potentiels d'action peuvent être enregistrés à son niveau à la suite de stimulations périphériques (visuelles, acoustiques, gustatives, somato-sensorielles et d'autres types de stimuli) ou d'une stimulation du cortex et de différentes structures sous-corticales. Réciproquement la

stimulation de l'Hippocampe s'est révélée engendrer des potentiels dans diverses autres régions de l'encéphale, en accord avec ses connexions efférentes multiples et variées. On a consacré un grand intérêt à l'activité électrique dans l'Hippocampe et aux facteurs qui peuvent l'influencer. On s'accorde généralement pour reconnaître que les réponses hippocampiques sont complexes, labiles et facilement modifiées par divers facteurs, mais ainsi qu'il a été précisé par GREEN (1964)
"... la description de la forme et de la direction des potentiels évoqués dans l'Hippocampe telle qu'on peut la trouver dans la littérature prête totalement à confusion."

Ce point ne sera pas discuté ici, mais on fera mention des changements dans l'activité spontanée de l'Hippocampe suivant des états différents de conscience. Dans les cas où le néocortex cérébral devient "désynchronisé" ou "activé", l'Hippocampe présente une "synchronisation" et des ondes sinusoïdales rythmiques de 4 à 7 cycles par seconde, habituellement dénommées "ondes θ" (theta). Lorsque le cortex est le siège d'une activité électrique synchrone, l'activité hippocampique est désynchronisée. Le rôle fonctionnel de ce balancement n'est pas compris clairement.

Toutefois il apparaît que les deux structures sont influencées par la Formation Réticulée. Ainsi qu'on l'a décrit précédemment, des connexions existent qui peuvent servir de support à de telles influences, et on a soutenu que le Septum pourrait être particulièrement important dans la transmission des influx vers l'Hippocampe (GREEN et ARDUINI, 1954, ...). Ceci est en accord avec les résultats des études anatomiques (RAISMAN, 1966). L'Hippocampe a un seuil critique très bas et les

liens entre l'activité hippocampique et les crises épileptiques ont soulevé un intérêt considérable.

Les auteurs qui étudient les effets des stimulations ou de lésions de l'Hippocampe ont rapporté des changements dans diverses fonctions, surtout viscérales et endocrines et des changements comportementaux certains. Si nombre d'entre eux intéressent les comportements sexuels et de la reproduction donc intéressant la survie de l'espèce, certains sont "alimentaires" et intéressent la survie de l'individu lui-même.

On a pu obtenir des réponses motrices par des stimulations électriques appropriées de l'Hippocampe. FERRIER ("The functions of the brain", 1886) avait obtenu des réponses évoquant le léchage des lèvres et des mouvements de claquement de la langue chez le singe ; Cet auteur et MAC LEAN les définissent comme des comportements "alimentaires". VOTAW ("Certain functional and anatomical relations of the cornu Ammonis of the macaque monkey" J. comp. Neurol. 1959) a démontré l'existence de schèmes de mouvements dont il a pu dresser une carte soigneusement rapportée par CROSBY, HUMPHREY et LAUER dans leur "Correlative anatomy of the nervous system".

Sur cette carte, il apparaît à l'évidence que la surface consacrée aux mouvements de la face est proportionnellement très importante. D'autres auteurs n'ont pu obtenir de réponses motrices chez divers sous-primates, primates et chez l'homme. Il est évident que ces mouvements ne peuvent être obtenus que lors de circonstances favorables. On les retrouve après section bilatérale du Fornix.

Apparemment ils ne peuvent pas être provoqués lorsque l'Hippocampe a été séparé du reste de l'hémisphère, même si le Fornix est respecté.

Les voies importantes en cause dans les réponses motrices de l'Hippocampe sont probablement les faisceaux de l'alveus, puisque la stimulation de l'Hippocampe ne donne pas de mouvements de la face et des extrémités lorsque ce faisceau "d'association" est sectionné.

Il semble pour expliquer les comportements sexuels et de reproduction qu'il faille particulièrement invoquer les connexions avec l'hypothalamus. L'Hippocampe semble de plus être en relation d'une certaine façon avec la libération d'hormones du lobe antérieur de l'hypophyse. KAADA, JANSEN Jr et ANDERSEN (1953) ont noté chez des chats non anesthésiés que la stimulation de l'Hippocampe provoquait chez les animaux des mouvements rapides des globes oculaires et des gestes de recherches vers le côté opposé.

Leur expression faciale indiquait "l'attention", associée, à un certain égarement et à de l'anxiété. Leur réactivité aux stimuli externes était abaissée et leur attention semblait être intensément fixée sur "quelque chose" dans l'environnement, qu'ils semblaient vivre comme une expérience intérieure. Des observations analogues ont été faites par d'autres auteurs.

Les réponses sont fréquemment décrites comme trahissant "l'orientation", "des hallucinations","un comportement défensif" et "un arrêt".

Des réponses comportementales semblables à celles qui viennent d'être mentionnées ont été aussi notées à la suite de lésions ou de stimulations d'autres régions de l'encéphale, spécialement celles qui sont habituellement rattachées au "Rhinencéphale" (pris dans des acceptions variées), tel que le Noyau Amygdalien. Comme il a été déjà souligné, lors de l'évaluation des diverses découvertes, les connexions complexes et les difficultés rencontrées dans la production de lésions isolées ou des stimulations de l'Hippocampe doivent rester présentes à l'esprit. GREEN (1964) est "tenté de critiquer nombre de résultats de lésions rhinencéphaliques et de stimulations du fait qu'ils représentent l'extension d'une activité à des régions moins intégrées dans le Rhinencéphale, plus lointaines".

Néanmoins, les observations dont on dispose apportent la ferme conviction que l'Hippocampe ne peut pas être rattaché de façon très étroite à quelque fonction spéciale et relativement simple.

Apparemment, il est concerné lors de réactions comportementales variées à de multiples stimuli et réalise une fonction de nature "intégrative", ainsi qu'on la qualifie souvent.

La variabilité et l'imprévisibilité des phénomènes cliniques rencontrés lors d'expérimentations neuro-chirurgicales chez les épileptiques font douter que l'Hippocampe soit un centre aux fonctions simples, invariables et définissables. "Nous ne sommes pas plus avancés que DESCARTES quand il cherchait dans la pinéale le siège de la conscience" disent PAMPIGLIONE et FALCONER dans leur rapport sur la Physiologie de l'Hippocampe au

Colloque du CNRS en 1961.

Lors de ces dernières années, ce point de vue concernant une fonction "intégrative" a été étayé par des observations qui indiquent que l'Hippocampe est en cause dans des processus tels que la mémoire, l'apprentissage et le sommeil. Il s'agit d'un domaine où peu de choses sont connues, et où fleurissent les hypothèses, comme d'habitude en pareil cas. Des difficultés d'ordre sémantique concernant les concepts de "mémoire" et d' "apprentissage" contribuent à la confusion. Ne sera mentionné ici qu'un petit nombre de faits cliniques.

GLEES et GRIFFITH (1952) ont rapporté un cas de perte de la mémoire récente et de démence progressive chez un patient dont le cerveau, à l'autopsie, montrait une destruction bilatérale étendue de l'Hippocampe et du Gyrus Hippocampi. Depuis d'autres cas ont été publiés où la perte de la mémoire récente a été observée à la suite de lésions bilatérales ou d'ablations de l'hippocampe avec une extension concomitante plus ou moins grande aux structures voisines (SCOVILLE et MILNER, 1957 ; VICTOR et coll., 1961 ; DRACHMAN et ARBIT, 1966 ; ...).
Dans la plupart des cas étudiés, il n'y avait pas de perte des souvenirs anciens, ni de détérioration de l'intelligence globale, ni d'altération de la personnalité. SCOVILLE et MILNER conclurent, en 1957, que le degré du déficit mnésique variait en fonction de l'importance de l'exérèse. Quelques études expérimentales ont été pratiquées chez l'animal et leurs résultats interprétés, en général, comme une confirmation de cette notion (KAADA, WULFF RASMUSSEN et KVEIM, 1961 ; THOMPSON, LANGER et RICH, 1964, chez des rats ; STEPIEN, CORDEAU et RASMUSSEN, 1960, DRACHMAN et OMMAYA

1964, chez le singe ; ...) - Selon PENFIELD et MILNER (1958), chez l'homme, une lobectomie temporale partielle unilatérale, comprenant l'Hippocampe, le gyrus hippocampique avec l'Uncus, de même que le noyau Amygdalien ne provoque pas d'altération psychologique notable si l'autre lobe temporal fonctionne normalement. (Il peut y avoir quelques difficultés d'apprentissage et de rétention mnésique, ce qui est propre au matériel verbal, si le lobe temporal dominant est réséqué). Quoiqu'il en soit, chez deux des nombreux patients traités de cette façon pour épilepsie, on notait une importante et durable perte de mémoire pour les évènements récents. Il est évident que dans ces cas, existait une lésion destructrice dans le lobe temporal non opéré, probablement dûe à une souffrance périnatale. VICTOR et ses collaborateurs (1961) suggèrent que c'est la quantité totale de substance hippocampique détruite, sans tenir compte de l'uni - ou de la bilatéralité qui décide de l'apparence et du degré d'altération de la mémoire récente.

Cette atteinte de la mémoire récente est un élément frappant et caractéristique du syndrome de KORSAKOFF, dénommé aussi "syndrome d'amnésie confabulante". En plus de cette perte de la mémoire récente (ainsi, par exemple, le patient ne se rappelle pas avoir vu le médecin une demi-heure auparavant, ce qu'il a eu au repas, etc...) il y a souvent une tendance à la confusion et à la fabulation. Ce syndrome est plus souvent rencontré dans l'alcoolisme chronique (où un apport insuffisant de thiamine joue un rôle étiologique). Il peut survenir comme élément de la Polioencéphalite hémorragique supérieure de WERNICKE, ou à la suite des traumas crâniens, ou lors de tumeurs de la base de l'encéphale intéressant le plancher du IIIe ventricule (WILLIAMS

et PENNYBACKER, 1954). Dans la majorité des cas de syndrome de KORSAKOFF où des études post-mortem ont été effectuées, les corps mamillaires se sont trouvés atteints, revélant des lésions vasculaires inflammatoires, traumatiques ou dégénératives suivant le processus morbide en cause.

La survenue régulière d'une perte de mémoire des faits récents dans le syndrome de KORSAKOFF est d'un grand intérêt puisqu'une importante partie des efférences hippocampiques se termine dans les corps mamillaires. Ceci pour indiquer que Hippocampe - Fornix-Corps mamillaire sont tous impliqués dans les processus soutendant la mémoire récente.

Il faut, pour évaluer l'opinion habituelle que l'Hippocampe est essentiel dans la mémoire récente se rappeler les faits suivants : aucun cas humain décrit et aucune étude expérimentale n'ont isolé d'altération de l'Hippocampe, mais des régions voisines, spécialement des parties du gyrus hippocampique, ont toujours été mises en cause. Dans les cas de syndrome de KORSAKOFF, il y a souvent d'autres lésions en plus de celles des corps mamillaires.

Quelques cas de section bilatérale du Fornix chez l'homme ont été rapportés où aucun déficit de la mémoire récente ne pouvait être mis en évidence (VICTOR et collaborateurs, 1961). Une malformation congénitale de l'Hippocampe avec absence du Fornix peut exister sans déficit mnésique (NATHAN et SMITH, 1950). Si ces observations et d'autres n'invalident pas l'hypothèse que l'Hippocampe est impliqué dans ce que nous appelons la mémoire récente (cf. infra), il n'y a toujours pas de preuve formelle que

cette fonction soit spécifique de la Corne d'Ammon.

WHITTY et LEWIN (1960) ont décrit un syndrome de KORSAKOFF transitoire chez 8 patients à la suite de l'exérèse bilatérale de la partie antérieure du gyrus cingulaire . Certains auteurs ont avancé que la boucle de connexions Hippocampe - Corps mamillaire - Noyau antérieur du Thalamus - gyrus cingulaire - Hippocampe proposée par PAPEZ (1937) comme support des processus émotionnels pouvait être en cause dans les mécanismes mnésiques. De nombreuses théories sur les mécanismes et la base structurale de la mémoire et de l'apprentissage ont été formulées. Elles ne seront pas envisagées ici.

Quelques commentaires sur la "mémoire récente" peuvent, cependant, être à propos.

Le terme de "mémoire récente" employé jusqu'à maintenant est plutôt imprécis. En général, on parle de perte de la mémoire récente lorsque le patient est incapable de fixer des évènements récents de façon durable, même s'il peut se rappeler de modestes fragments de l'information durant quelques secondes ou minutes s'il n'est pas distrait (DOUGLAS, 1967). Tout se passe comme si le patient était incapable de "stocker" l'information nouvelle, alors que ce qui a été stocké dans le passé est retenu. Ce trouble empêche l'apprentissage et au fur et à mesure donne naissance à une amnésie rétrograde d'étendue croissante.

La période d'amnésie rétrograde suivant les lésions hippocampiques bilatérales peut varier de plusieurs jours à plusieurs années. Le sujet de l'amnésie rétrograde qui va en régressant a

récemment été traité par BENSON et GESCHWIND (1967) .

BARBIZET (1963) dans un rapport très clair décrit ce fait ainsi : "De tels patients qui ne fixent pas plus longtemps le présent vivent constamment dans le passé qui précédait l'apparition de leur maladie". Selon BARBIZET le trouble fondamental dans la défaillance mnésique "est l'impossibilité d'utiliser les stimuli actuels d'une façon différée de même que de les "mémoriser" pour les intégrer dans la masse globale des acquisitions passées". Un point de vue semblable est exprimé par DOUGLAS (1967). Comme plusieurs autres auteurs, BARBIZET tend à penser qu'il y a différentes structures dans l'encéphale responsable de la capacité de mémoriser et de la conservation des souvenirs anciens. La rétention d'informations anciennes semble nécessiter "l'intégrité des aires neuronales, corticales et sous-corticales qui constituent le support d'activités mnémoniques, c'est-à-dire les fonctions praxiques, gnosiques ou motrices, ou en d'autres termes, sensorielle, intellectuelle ou motrice". Parmi ces structures le Cortex cérébral est très probablement d'une importance toute particulière. Différentes régions semblent être préférentiellement concernée dans les processus de rémémoration et d'apprentissage suivant la nature de l'information en cause (visuelle acoustique, tactile, etc...).

Une importante littérature s'est développée sur le thème de l'apprentissage, mais bien peu claire quant aux processus en cause et quant aux régions du cerveau concernées, si ce n'est que de tels processus doivent intéresser des régions étendues du cerveau.

Quant au rôle de l'Hippocampe dans le sommeil - dont l'étude est d'une toute particulière actualité - il semble bien qu'on

puisse le préciser davantage au sein de l'édifice neuro-physiologique en voie d'élaboration destiné à rendre compte des mécanismes hypniques.

Les rythmes theta hippocampiques survenant au cours du sommeil sont associés à une activation corticale et à des fuseaux de pointes brèves dans la Réticulée Pontique ; simultanément se produisent diverses modifications somatiques (mouvements oculaires, secousses de la face, mouvements globaux de retournement, disparition de l'activité tonique des muscles de la nuque) et végétatives (respiration superficielle, rythme cardiaque irrégulier).

Ces rythmes theta sont parfois le premier indice de l'apparition de cette période de sommeil. D'autre part, ces rythmes peuvent être modulés :

. un renforcement de la synchronisation coïncidant avec l'apparition de fuseaux de pointes dans la Réticulée Pontique ainsi qu'avec les mouvements oculaires et les secousses musculaires.

. une atténuation de la synchronisation coïncide avec l'apparition de fuseaux sur les régions antérieures du Cortex et la disparition des fuseaux de la Réticulée Pontique.

Ces rythmes faits d'ondes de 4 à 7 c/s sinusoïdales et amples décrits par RIMBAUD, PASSOUANT et CADILHAC en 1955 apparaissent donc lors de ce que JOUVET a d'abord dénommé "phase paradoxale", puis "phase rhombencéphalique" du sommeil (1957-1961).

en rapport avec l'activité onirique. Ils sont comparables à ceux qui se produisent au moment de l'éveil eux aussi associés à une activation corticale.

Ils disparaissent après coagulation du Septum et de la Formation Réticulée pontique, mais aussi après coagulation isolée de la région septale.

Il semble bien que la formation réticulée pontique soit nécessaire à l'apparition du "sommeil paradoxal" et à la synchronisation hippocampique d'accompagnement, alors que la région septale soit nécessaire aux synchronisations hippocampiques tant du "sommeil paradoxal" que de l'éveil. JOUVET dans son rapport au colloque du CNRS déjà cité propose le mécanisme suivant :

Un "centre" situé dans le noyau Reticularis Pontis Caudalis (Locus Caeruleus ?) initiateur serait en relation avec l'écorce cérébrale par l'intermédiaire de voies ascendantes distinctes du Système Réticulée Activateur Ascendant, empruntant la partie ventrale du mésencéphale, la région sous-thalamique, probablement au niveau du "Limbic Mid Brain Circuit" décrit par NAUTA et KUYPERS en 1957. i.e, l'hypothalamus médian et latéral, le faisceau médian du télencéphale - habituellement considéré comme une voie descendante d'origine orbito fronto-septale et de terminaison tegmentale mésencéphalique après drainage des divers noyaux hypothalamiques - enfin le septum, et de là irradierait vers le cortex limbique, puis néopallial.

Les voies descendantes issues du Noyau Reticularis Pontis Caudalis, responsables des phénomènes somato-végétatifs sont elles

en relation étroite avec la Formation Réticulée Inhibitrice Ponto-bulbaire.

On peut compléter ce schéma par l'hypothèse suivante :

Du septum, noyau relais, incitation et synchronisation hippocampique, puis retour à la Réticulée Pontique, par une voie comme le faisceau mamillo-tegmental, c'est de l'état de cette dernière que dépendrait "la phase paradoxale" ou l'éveil.

Bien que la "phase paradoxale" soit relativement stable et que le seuil d'éveil y soit élevé il existe cependant une certaine réactivité hippocampique attestée par les fluctuations de la synchronisation évoquées plus haut.

Une stimulation sensorielle d'intensité modérée peut paradoxalement couper la synchronisation hippocampique alors qu'une stimulation de la Formation Réticulaire Activatrice capable d'entraîner l'éveil au cours des autres stades, ne provoque pas de modifications du sommeil. On peut superposer à ce modèle physiologique le modèle comportemental bien classique de la mère qui se réveillera à cause du faible cri de son enfant, alors que le bruit de la circulation automobile extérieure ne la dérangeait pas ... soulignant par là l'intrication des fonctions "d'éveil" mnésiques et affectives de l'Hippocampe.

Ainsi, comme le suggèrent PASSOUANT et CADILHAC, l'Hippocampe pourrait être le cortex "modulateur" du Centre Réticulaire Pontique responsable du sommeil paradoxal, le centre initiateur et générateur du rêve, dont il serait par ailleurs le "fixateur".

CONCLUSIONS

Si dans une perspective anatomique, histologique et électrophysiologique, la corne d'AMMON présente une individualité certaine,

- puisqu'elle frappe d'emblée le regard lorsqu'on ouvre la corne temporale du ventricule latéral par sa forme curieuse et sa teinte blanche,
- puisqu'elle est strictement constituée d'allocortex archipallial ou archicortex,
- puisqu'à côté de son seuil de stimulation particulièrement bas, elle se caractérise par l'apparition de rythmes theta de 4 à 7 cycles par seconde lors de l'éveil ou bien au cours de la "phase paradoxale" du sommeil associés alors à une activation corticale, rythme caractéristique dont on a pu préciser qu'il naissait dans la couche des cellules pyramidales même,

les autres modes d'abord et d'analyse ont fait véritablement éclater l'apparente unité de cette structure :

D'une part, la microscopie électronique, l'électrophysiologie fine, l'histochimie ont confirmé son découpage en divers champs architectoniques ayant leurs connexions préférentielles.

D'autre part, la phylogénie et l'ontogénie l'intègrent au

vaste ensemble qu'est le Rhinencéphale dont la fonction olfactive proprement dite régresse au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle animale et qu'on parcourt l'évolution du cerveau humain depuis son origine embryonnaire jusqu'à son stade adulte, ceci au profit d'une activité qui pour être certaine, n'en est pas moins difficile à cerner.

Une hypothèse séduisante est d'en faire le cortex "modulateur" d'un "centre" réticulaire pontique responsable du sommeil "paradoxal" comme l'avancent PASSOUANT et CADILHAC ; à côté d'arguments électrophysiologiques, on pourrait invoquer dans une perspective plus "globaliste" qui semble bien être celle qu'adopte actuellement la Neurophysiologie rejetant résolument le localisationnisme kleistien morcelant

- le fait que le sommeil paradoxal s'accompagne du rêve, au cours duquel les souvenirs seraient transférés d'un système de stockage à court terme vers un système de stockage à long terme

- à l'inverse que l'hippocampe jouerait un rôle dans le processus normal d'oubli des rêves, chaque structure réagissant sur l'autre.

De plus, le sommeil paradoxal et l'activité onirique qui l'accompagnent ont pour fonction de décharger les pulsions instinctuelles de l'adulte ; l'inhibition de cette fonction cathartique, véritablement homéostasique aboutit expérimentalement à l'apparition d'un épisode fécond au cours d'une schizophrénie ou à un épisode psychotique aigu...

Ne pourrait-on alors imaginer qu'à la période "d'augmentation de la pression pulsionnelle", accompagnée d'insomnie et probablement de diminution et d'altération des phases paradoxales du sommeil coïncide une hypoactivité hippocampique sans activation néocorticale ;

A cette phase de maturation de l'épisode psychotique succède son éclosion, marquée par une hyperactivité hippocampique réactionnelle accompagnée d'un tracé de désynchronisation corticale, comme on peut en voir dans la schizophrénie, les influences ammoniennes se faisant alors sentir surtout au niveau néo-cortical, le centre réticulé pontique répondant irrégulièrement du fait de l'épuisement auquel il aura été soumis ; et certains enregistrements polygraphiques permanents du sommeil de schizophrènes montrent bien la désarticulation complète des rythmes, de l'alternance sommeil-paradoxal-sommeil-profond avec interruptions fréquentes des périodes oniriques ...

Quant à la bradyrythmie parfois rencontrée dans le Stupor catatonique, elle pourrait alors être le reflet de l'entraînement du néo-cortex par un hippocampe hyperactif et synchrone, fonctionnant en circuit fermé avec le cortex, déconnecté du centre Pontique Réticulé, qui ne pourrait plus ainsi jouer le tiers rôle homéostasique qui lui est imparti. Ceci ne pourrait être confirmé que par l'absence ou la petite quantité de sommeil paradoxal chez les catatoniques, fait que nous ignorons.

Mais on sait la grande variabilité des tracés corticaux des schizophrènes, dont le seul trait assez caractéristique serait la diminution du "coefficient de variation" de l'emplitude de

l'E.E.G., calculé suivant les données de DROHOCKI par GOLDSTEIN et collaborateurs, et traduisant une "surcharge d'entrée des informations", l'absence de valeur caractéristique de tracés de sommeil insuffisamment nombreux ; on sait surtout que lors d'ébauches de théories physiopathogéniques, persiste toujours la question suivante :

les anomalies constatées sont-elles primitives, secondaires, ou concomitantes ? Sont-elles à l'origine des troubles ou bien leur simple reflet ... ?

Ce qui frappe c'est que cette partie du Cortex qui est peut être en cause dans les perturbations intenses de la vie instinctivo-affective, l'est certainement dans le stockage mnésique, c'est-à-dire dans la dimension historique de la personnalité ; ces deux dimensions, l'affective et l'historique, fondamentales, essentielles ne peuvent guère s'inscrire dans l'édifice neuro-cybernétique logico-mathématique qu'élabore progressivement la Neuro-physiologie ; en effet, l'un des postulats de la logique cybernétique n'est-il pas qu'une chose ne peut être à la fois elle-même et différente, alors que FREUD nous a clairement montré qu'au niveau topique le plus profond, le Ça, la représentation de chose peut être elle-même et son contraire ...

Comment peut s'inscrire dans un réseau neuronique fonctionnant sur le mode du oui - non, de la stimulation - inhibition ce qui est à la fois oui et non, stimulation et inhibition ...

Cette tentative réductrice pose le problème véritablement fondamental de l'identité structurale entre le monde physique et le psychisme.

Aussi lorsque P.D. MAC LEAN, auquel nous ferons à nouveau référence en conclusion, évoque, déplaçant le centrage de l'ancien carrefour des Tubercules Mamillaires sur le plus nouveau noyau antéro-médian du Thalamus, l'hypothèse que celui-ci placé entre "le système limbique et le Néo-cortex préfrontal soit en cause dans les diverses voies de communication verticales par lesquelles "les affects engendrent des pensées et les pensées des affects", il s'inscrit dans la pensée matérialiste logico-mathématique et ne comble pas le hiatus signifiant - signifié, structure - fonction qui reste béant.

Il compare encore "la situation du Néocortex quand il doit interpréter les sentiments du "cerveau ancien" (le Rhinencéphale) à celle du psychiatre s'efforçant d'analyser et d'expliquer les émotions et les sentiments de son malade".

Mais le mode de fonctionnement de ces deux "cerveaux" (l'ancien et le nouveau) doit bien être semblable, alors que les deux protagonistes peuvent fonctionner sur des modes différents, primaire ou secondaire, par exemple ;

Mais le malade n'est pas qu'émotions, le psychiatre que représentations de mots ; c'est de leur interrelation que naîtra le langage ; c'est elle qui leur permet de frânchir les frontières du Moi, et de noyer un instant leur dualisme.

Est-ce dire que le hiatus plus haut évoqué serait comblé si le langage qu'utilisent Rhinencéphale et Néocortex était connu ? Mais qui ne voit que c'est aussi celui qu'emploie le cortex moteur lorsqu'il s'adresse au motoneurone médullaire ...

La métaphore du Maître devient ainsi lettre morte, sinon volée, faute peut-être d'être métonymie, la relation analogique n'éclairant pas, la relation nécessaire n'existant pas ici et maintenant.

Mais demain ?

-:-

Vu :
Le Président :
Signé : A. GROSSIORD

Vu :
Le Doyen :
Signé : A. GROSSIORD

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris :
Signé : R. MALLET

BIBLIOGRAPHIE SUCCINCTE

AJURIAGUERRA J. de et H. HECAEN

Le Cœrtex cérébral. Etude neuro-psycho-pathologique
Masson, 1964.

AUDISIO M.

Bases neuro-anatomiques de la psychiatrie.
E.M.C. 10-1964 37033 A 10.

BANDAUD, TALAIRACH, MOREL, BRESSON.

La Corne d'AMMON et le Noyau amygdalien. Effets cliniques et électriques de leur stimulation chez l'homme.
Revue neurologique, 1966, T. 115, n° 3, pp. 329-352.

BARBIZET J.

Defect of memorizing of hippocampal-mammilary origin : a review
J. Neurol. Neurosurg. Psychiat. 1963, 26, 127-135.

BERGERET J. et coll.

Abrégé de psychologie pathologique.
Masson, Paris, 1972.

BLACKSTAD T.W. et P.R. FLOOD

Ultrastructure of hippocampal axo-somatic synapses.

Nature (Lond.), 198, 1963, 542-543.

BLACKSTAD T.W. et A. KJAERHEIM
Special axo-dendritic synapses in the hippocampal cortex Electron and light microscopic studies on the layer of mossy fibers.
J. Comp. Neurol., 117, 1961, 133-159.

BROCA P.
Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales. Le grand lobe limbique et la scissure limbique dans la série des mammifères.
Rev. Anthrop. 1878.

BRODAL A.
Neurological anatomy in relation to clinical medicine.
Oxford University press, 1969.

CAJAL S. Ramon Y.
Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés.
II. Maloine, 1911.

COHADON F. et GUERIN J.
Support neuro-physiologique des comportements et des affects.
E.M.C., 11-1966, 37037 A 10.

C.N.R.S.
Physiologie de l'hippocampe.
Editions du CNRS, 1962.

CROSBY, HUMPHREY, LAUER.
Correlative anatomy of the nervous system.
MacMillan, 1962.

DEJERINE J.
Anatomie des centres nerveux.II.
Rueff, 1901.

GASTAUT H., et LAMMERS H.J.
Anatomie du Rhinencéphale.
Masson, 1961.

GREEN J.D.
The hippocampus.
Physiol. Rev. 44, 1964.

HARTMANN Ernest.
Biologie du rêve.
Ch. Dessart, 1967, Bruxelles.

HOUSE et PANSKY.
A functional approach to neuroanatomy.
Mc Graw-Hill, 1967.

KAPPERS Ariens C.U.
Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.
Erven Bohn Haarlem, 1920-21.

KOMAROMY Laszlo M.D.
Dissection du cerveau.
Vigot Frères, Paris, 1965.

LAGET P.

Relations synaptiques et non synaptiques entre éléments nerveux.
Masson, 1970.

MAC LEAN P.D.

The limbic system and its hippocampal formation. Studies in animals and their possible application to man.
J. Neurosurg. 1954.

MAC LEAN P.D.

Foreword for "The structure of AMMON'S HORN"
Charles C. Thomas, Springfield U.S.A., 1968.

MAC LEAN P.D.

Le cerveau limbique. A propos de la tendance paranoïde chez l'homme.
Confrontations psychiatriques, nº 6, 1970.

PAPEZ J.W.

A proposed mechanism of emotions.
Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 1937.

PARMEGGIANI P.L., AZZARONI A. et LENZI P.

On the functional significance of the circuit of PAPEZ
Brain research, 1971, vol. 30, nº 2, pp. 357-374.

PASSOUANT, GROS, CADILHAC, VLAHOVITCH

Les post-décharges par stimulation électrique de la corne d'AMMON chez l'homme.
Rev. neurol., T.90, nº 4, 1954, p. 265-271.

PASSOUANT et CADILHAC.

Physiologie normale et pathologique de l'hippocampe.
in Physiologie et pathologie du Rhinencéphale, Masson, 1961.

QUARTI C. et RENAUD J.

Neuropsychologie de la douleur. - Hermann, 1972.

TALAIRACH J. et SZIKLA et coll.

Atlas d'anatomie stéréotaxique du télencéphale.
Masson, 1967.

TRUEX et CARPENTER.

Human neuroanatomy.
The Williams and Wilkins, Cº, 1969.

-:-

SERMENT

-:-

En présence des Maîtres de cette Ecole, de mes chers condisciples et devant l'effigie d'Hippocrate, je promets et je jure d'être fidèle aux lois de l'honneur et de la probité dans l'exercice de la Médecine. Je donnerai mes soins gratuits à l'indigent et n'exigerai jamais un salaire au-dessus de mon travail. Admis dans l'intérieur des maisons, mes yeux ne verront pas ce qui s'y passe ; ma langue taira les secrets qui me seront confiés, et mon état ne servira pas à corrompre les moeurs ni à favoriser le crime. Respectueux et reconnaissant envers mes Maîtres, je rendrai à leurs enfants l'instruction que j'ai reçue de leurs pères.

Que les hommes m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses !

Que je sois couvert d'opprobre et méprisé de mes confrères si j'y manque !

-:-